FOR THE PEOPLE
FOR EDVCATION
FOR SCIENCE

LIBRARY
OF
THE AMERICAN MUSEUM
OF
NATURAL HISTORY

59.06(43)Z

ARCHIV
FÜR
ZELLFORSCHUNG

HERAUSGEGEBEN

VON

PROF. DR. RICHARD GOLDSCHMIDT
2. DIREKTOR DES KAISER-WILHELM-INSTITUTS FÜR BIOLOGIE
IN BERLIN-DAHLEM

*

FÜNFZEHNTER BAND

MIT 47 TEXTFIGUREN UND 24 TAFELN

LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1921

24-9425. March 15

Inhalt des fünfzehnten Bandes

Erstes Heft

Ausgegeben am 17. Juni 1919

Seite

OTTO HARTMANN, Über das Verhalten der Zell-, Kern- und Nucleolengröße und ihre gegenseitigen Beziehungen bei Cladoceren, während des Wachstums, des Generationscyclus und unter dem Einfluß äußerer Faktoren. Eine zellphysiologische Studie. Mit 5 Figuren im Text, zahlreichen Tabellen und Tafel I—III 1

HELENE GAJEWSKA, Über den sogenannten Dotterkern der Amphibien. Mit Tafel IV 95

H. JOSEPH, Über Richtungsspindeln bei Enchytraeus. Mit 1 Figur im Text und Tafel V 121

Referate: FEDERLEY, HARRY, Chromosomenstudien an Mischlingen. *(J. Seiler)* 137

HARRISON, J. W., B. Sc., and L. DONCASTER, Sc. D., On Hybrids between Moths of the Geometrid Sub-Family *Bistoninae*. *(J. Seiler)* . . 139

DONCASTER, L., Sc. D., Chromosomes, Heredity and Sex. *(J. Seiler)*. 141

HAASE-BESSELL, GERTRAUD, Digitalisstudien I. *(J. Seiler)* 143

HERWERDEN, M. A. VON, La Digestion des Spermatozoides par la Nucléase. *(M. A. von Herwerden)* 143

Zweites Heft

Ausgegeben am 9. Dezember 1919

P. N. SCHÜRHOFF, Über die Teilung des generativen Kerns vor der Keimung des Pollenkorns. Mit Tafel VI 145

OTTO HARTMANN, Über die experimentelle Beeinflussung der Größe pflanzlicher Chromatophoren durch die Temperatur. Mit Tafel VII und 10 Textfiguren 160

OTTO HARTMANN, Über den Einfluß der Temperatur auf Plasma, Kern und Nucleolus und cytologische Gleichgewichtszustände. (Zellphysiologische Experimente an Pflanzen.) Mit Tafel VIII—XII, 4 Textfiguren, zahlreichen Tabellen und 5 Kurven 177

Drittes Heft

Ausgegeben am 5. November 1920

Seite

J. Seiler, Geschlechtschromosomen-Untersuchungen an Psychiden. I. Experimentelle Beeinflussung der geschlechtsbestimmenden Reifeteilung bei Talaeporia tubulosa Retz. Hierzu Tafel XIII und 2 Figuren im Text 249

W. J. Schmidt, Über pigmentfreie Ausläufer, Kerne und Centren der Melanophoren bei den Fröschen. Mit Tafel XIV 269

Richard Goldschmidt, Kleine Beobachtungen und Ideen zur Zellenlehre II. Die Spermatogenese eines partbenogenetischen Frosches nebst Bemerkungen zur Frage, welches Geschlecht bei den Amphibien das heterozygotische ist. Mit 3 Figuren im Text . . . 283

Richard Goldschmidt, Kleine Beobachtungen und Ideen zur Zellenlehre III. Die Bedeutung der atypischen Spermatozoen. Mit 2 Figuren im Text 291

Andor von Szüts, Degenerationserscheinungen in den Borstenbildungszellen, Chloragogenzellen und Samentaschenepithelzellen der Lumbriciden. Mit Tafel XV 301

Referate: Metz, Ch. W., Chromosome studies in the Diptera. I/III. *(Nachtsheim)* 310

Mohr, Otto L., Mikroskopische Untersuchungen zu Experimenten über den Einfluß der Radiumstrahlen und der Kältewirkung auf die Chromatinreifung und das Heterochromosom bei *Decticus verrucivorus* 312

Viertes Heft

Ausgegeben am 15. April 1921

S. Kuschakewitsch, Studien über den Dimorphismus der männlichen Geschlechtselemente bei den Prosobranchia. II. Die Spermatogenese von Cerithium vulgatum L. Mit Tafel XVI—XIX und 7 Figuren im Text 313

D. Carruthers, B. Sc., The Somatic Mitoses in Hyacinthus orientalis var. albulus. With Plate XX 370

Leonardo Martinotti, Ricerche sulla fine struttura dell' epidermide umana normale in rapporto alla sua funzione eleido-cheratinica. Nota IV. Lo strato corneo e la formazione della cheratina. Con tavola XXI 377

H. Marcus, Über den feineren Bau quergestreifter Muskeln. Mit Tafel XXII—XXIV und 7 Figuren im Text 393

H. Marcus, Über die Struktur des menschlichen Spermiums. Mit Figur 51 auf Tafel XXIV und 1 Figur im Text 445

Über das Verhalten der Zell-, Kern- und Nucleolengröße und ihrer gegenseitigen Beziehungen bei Cladoceren während des Wachstums, des Generationscyclus und unter dem Einfluß äußerer Faktoren.

Eine zellphysiologische Studie.

Von

Otto Hartmann (Graz).

Mit Tafel I—III, zahlreichen Tabellen und 5 Textfiguren.

Inhaltsübersicht.

Seite

Einleitung 2

A. Allgemein Theoretisches und Methode der Relationsbestimmungen 4

B. Spezieller und theoretischer Teil 12

I. *Sida crystallina* 12

1. Zell- und Kerngröße in ihrer Beziehung zum Körperwachstum in der individuellen Entwicklung (Problem des Alters und Todes) 12

a) Untersuchungen am Darmepithel 13

b) Untersuchungen an Ganglienzellen 19

2. Temporale Variation der Zell-, Kern- und Nucleolengröße in ihren gegenseitigen Beziehungen (über die allgemeine Beeinflussung cellulärer Relationen durch äußere Faktoren als Veränderung von Gleichgewichten) . . 20

a) Untersuchungen am Darmepithel 20

b) Untersuchungen an Ganglienzellen 25

c) Untersuchungen an den Stützzellen der Augen 25

II. *Daphnia longispina* und *pulex* 25

1. Temporalvariation der Darmepithelzellen 25

a) *Daphnia longispina* 26

b) *Daphnia pulex* und var. *obtusa* 27

2. Verhalten der Darmepithelzellen während des individuellen Wachstums von *Daphnia pulex* und ein Vergleich mit den Verhältnissen bei *Sida crystallina* 33

3. Temporale Variation der Ganglienzellen von *Daphnia* 35

III. *Bosmina longirostris* 35

1. Verhalten der Darmepithelzellen beim individuellen Größenwachstum von *Bosmina*. (Allgemeine Theorie des cytotypischen Wachstums, seiner Sistierung und des Alterns) 40

Seite
2. Temporale Variation der Darmepithelzellen. (Wachstum, Alter und Depression im Zusammenhange betrachtet und Bemerkungen über den Wert der cytologischen Analyse intracellulärer Gleichgewichte) 50
IV. Experimentelle Befunde 66
1. Einfluß des Chemismus auf die Darmepithelzellen von *Bosmina* . . . 66
2. Einfluß der Temperatur 67
V. Über das Problem der Lokalvariation und die Fixierung der Kernplasmarelation und cellulärer Gleichgewichte überhaupt 69
C. Allgemeine Zusammenfassung und Schluß 76
Literaturverzeichnis 87
Tafelerklärung 92

Einleitung.

Nachstehende Untersuchungen bilden in gewissem Sinne eine Fortsetzung und Ergänzung meiner Arbeit über die Zell- und Kernverhältnisse bei *Ceratium* und ihr Verhalten im Variations- und Generationscyclus. Zunächst erwies es sich allerdings als notwendig, einmal die möglichen Beziehungen der Zellbestandteile zueinander zu untersuchen, wobei ganz eigenartige Relationen sich zeigten, deren Anwendung auf verschiedene zellphysiologische Probleme nützlich sein kann, wie ich zu zeigen hoffe. Neben dem Problem der Temporalvariation der Zell-, Kern- und Nucleolengröße, die als milieubedingt oder als Ausdruck primärer oder sekundärer[1]) innerer Bedingungen, also langdauernder Parthenogenese, Depression usw. aufzufassen ist, werden im folgenden eingehend die Probleme des individuellen Wachstums und Alterns, insofern sie cytologisch faßbar sind, analysiert. Außerdem sollen vom theoretisch-cytologischen Standpunkt aus die Probleme des Verhaltens der Kernplasmarelation in Beziehung zur (milieubedingten) Lokalvariation erörtert werden, da gefragt werden kann, ob es eine für die Art als solche einigermaßen charakteristische Kernplasmarelation gibt, die nur sekundär von äußeren Faktoren beeinflußt werden kann und ob also in diesem Sinne erbliche Kernplasmarelation durch langdauernde Wirkung äußerer Faktoren her-

[1]) Äußere Faktoren können im Laufe des Cyclus kumulative Wirkungen ausüben, die gewisse Veränderungen im Organismus bewirken, die auch nach Aufhören der verursachenden äußeren Faktoren noch von Generation zu Generation persistieren können und so zu inneren Faktoren geworden sind (sekundär innere Beziehungen). Andrerseits können z. B. aus langdauernder Parthenogenese per se auch bei gleichbleibend günstigen Milieubedingungen physiologische Zustände entstehen, die als primär innere aufzufassen sind. Auch der Altersprozeß gehört hierher.

vorgerufen werden kann, und viele andre Fragen. Alle diese Probleme sollen mit den eingangs entwickelten physiologischen Prinzipien und Relationsmethoden beleuchtet und kritisch besprochen werden. Dadurch ist allerdings vieles bloßes wissenschaftliches Programm, aber gerade Fragestellungen sind hier oft sehr nützlich. Außerdem ergibt sich gemäß der Eigenart der untersuchten Objekte und Probleme, daß vielfach auf die Ergebnisse und Fragestellungen andrer biologischer Disziplinen (z. B. der Hydrobiologie) eingegangen werden muß und so natürlich die cytologische Analyse aufs engste mit andern Untersuchungsmethoden verbunden werden muß, wie ja auch nicht bloß in vorliegender Untersuchung, sondern wohl überall die Cytologie gewissermaßen als letzte biologische Instanz die Ergebnisse aller andern Disziplinen in sich vereinigen und zur Lösung ihrer spezifischen Probleme verwerten muß, um wirkliche Erfolge zu erringen.

Was die Untersuchungsmethoden anlangt, so wurde das Darmepithel, die Stützzellen des Auges und die Ganglienzellen des Gangl. opticum und Gehirn untersucht[1]). Da die einzelnen Darmgebiete stark verschiedene Epithelverhältnisse aufweisen, so dürfen nur einander streng entsprechende Regionen messend verglichen werden. Zu diesem Zwecke erweist sich nachstehende Einteilung des Darmes in Regionen zweckmäßig (Textfig. 1). Untersucht und in den Tabellen verwertet werden meist die Regionen I und IV.

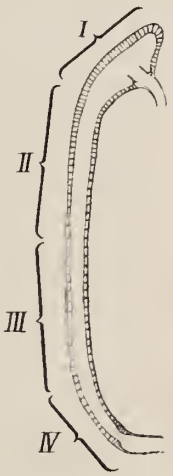


Fig. 1.
Einteilung des Darmkanals in Regionen. (*Sida crystallina*, schematisch.)

Zur Messung gelangten ausschließlich geschlechtsreife Weibchen, und zwar wurden bezüglich möglichst reiner Feststellung der Temperatur- und Generationseinflüsse unter Ausschaltung stärkerer Körpergrößenunterschiede möglichst gleichgroße Tiere in den verschiedenen Monaten untersucht. Jedoch wurden trotzdem in den Tabellen die Körpergrößen eingetragen und auch die Zell- und Kerngrößen auf gleiche Körpergröße umgerechnet.

Die Zeichnungen, die den Tabellen entsprechende Mittelwerte darstellen, sind bei 1000facher bzw. 2000facher Vergrößerung hergestellt. Alle Messungsresultate sind durch Ausmessung zahlreicher derartiger Umrißzeichnungen, die mit Zeichenapparat herge-

[1]) Untersucht wurden nachfolgende Spezies: *Sida crystallina*, *Daphnia longispina*, *Daphnia pulex*, *Daphnia pulex* var. *obtusa*, *Bosmina longirostris* und *Chydorus sphaericus*.

stellt wurden, gewonnen, Umrechnungen auf μ waren dabei nicht nötig, da die Anzahl der Millimeter der Zeichnungen unmittelbar μ entsprechen.

Zur Färbung der 5 μ dicken Schnittpräparate wurde Ehrlichs Hämatoxylin in den meisten Fällen verwendet.

A.

Allgemein Theoretisches und Methode der Relationsbestimmungen.

Es kann für den physiologisch Denkenden keinem Zweifel unterliegen, daß die Feststellung der möglichen variablen Relationen zwischen Kern und Zelle, insofern sie sich zahlenmäßig fassen lassen, mit der Feststellung ihres relativen Volumens, wie es die herkömmliche Kernplasmarelationsliteratur tut, nicht vollständig und erschöpfend sein kann, ja daß gerade besonders bemerkenswerte Beziehungen, die tiefgreifende Schlüsse über die physiologischen Beziehungen der Systeme zulassen, erst bei Heranziehung noch weiterer Größen gewonnen werden können. Tritt nun noch das analytische Experiment hinzu, so ist es klar, daß wir in der Lage sein könnten, auf diesem Wege der Feststellung dimensional meßbarer Verhältnisse und Relationen und deren Änderung unter experimentellen Bedingungen tiefer in die Zellphysiologie einzudringen als es jemals bei bloß kombinierender Analyse augenfälliger Veränderungen, wie wir sie in den mikroskopischen Präparaten dank der Färbungsmethoden vornehmen, geschehen könnte. Denn es ist ja klar, daß für die Analyse der Physiologie der Zellen gerade in den Stadien, wo besonders auffällige Veränderungen vorgehen, die wir also ohne jede Messung rein mit Hilfe der Färbetechnik verfolgen können, die Verhältnisse weit komplizierter liegen und so für einen Anfang, wie in diesen Dingen, sich wenig eignen. Jedem, der die histologische Literatur kritisch überblickt, muß es auffallen, daß gerade gelegentlich der Beobachtung von tiefgreifenden cytologischen Veränderungen etwa bei der Eireifung, der Secretion, der Teilung und auch des Wachstums weitgehende Behauptungen über die Funktion der einzelnen Zellbestandteile gemacht worden sind, und zwar — wie bei der Verschiedenheit der Vorgänge zu erwarten ist — die entgegengesetztesten. Es ist klar, daß man vielfach das Schicksal eines Zellbestandteiles, das er vielleicht größtenteils rein passiv im Getriebe der gestörten Gleichgewichtsvorgänge erleidet, mit seiner Funktion verwechselt hat. Überhaupt ist das Problem der Funktion und der Vitalität und der Organoide der Zellen, d. h. das Problem auf Grund welcher Kennzeichen wir einem Teil Funktion und Aktivität zuschreiben, sehr kompliziert. Auch das Problem der Vitalität, d. h. ob und auf Grund welcher Kriterien

wir einem Teil der Zelle selbständiges Leben und in welchem Grade zuschreiben dürfen, ist in der Cytologie nicht klar erörtert. Hätten wir in der Cytologie eine einigermaßen physiologisch-kritische und logisch-scharfe Begriffsanalyse, so könnten nicht so offenkundig widersinnige und vollkommen nichtssagende Schlüsse aus Beobachtungen über Veränderungen bestimmter Zellbestandteile gemacht worden sein. Es sei hier nur an eine Frage, die man als Problem der Lokalisation der Funktionen und Eigenschaften bezeichnen könnte, erinnert, die uns ja besonders rein in der Bedeutung entgegentritt, die die landläufige Meinung den Chromosomen und neuerdings den Mitochondrien zuschreibt. Unstreitig treffend ist es, wenn Lundegårdh dazu bemerkt, daß diese Erscheinung in der Literatur durchaus psychologisch aus dem, dem menschlichen Geiste immanenten Bestreben verstanden werden könne, sich zu irgend einer Funktion oder Gesamteigenschaft gleich einen materiellen Träger vorzustellen bzw. zu ersinnen.

Um wieder zu unserm Ausgangspunkt zurückzukehren, so halte ich es für unrichtig, aus der Analyse weitgehender Veränderungen und Geschehensprozesse in der Zelle, bei denen offenkundig die einzelnen Bestandteile ihre Beschaffenheit, Bedeutung und Funktion und wohl auch ihre Vitalität ändern können, auf eben diese Funktion und Bedeutung dieser Teile schlechthin Schlüsse zu ziehen. Wir haben es eben während solcher tiefgreifender, einseitig verlaufender Prozesse mit Vorgängen zu tun, die auf ein neues Gleichgewicht hinsteuern und bei denen nicht nur die einzelnen Bestandteile der ruhenden Zelle durchaus Wandlungen — einem morphologischen und physiologischen Metabolismus — unterworfen sind (Růžička), wodurch sie weder stofflich noch funktionell mit den Bestandteilen der ruhenden Zelle identisch geblieben sind, sondern in jedem Zeitdifferential andre Beschaffenheit und andre Bedeutung für die Gesamtprozesse haben. Daraus aber auf ihre Bedeutung in der »ruhenden« Zelle zu schließen bzw. ihnen auch hier eine ähnliche Bedeutung beizulegen, die sie bei tiefgreifenden Wandlungen besitzen, ist unstatthaft.

Ein Nucleolus z. B., der gelegentlich der Teilung oder einer andern tiefgreifenden cytologischen Veränderung aufgelöst wird — oder sich auflöst — und in andre Substanzen sich verwandelt, hat nicht die Funktion, etwa ein Reservematerial für diesen Zeitpunkt abzugeben (höchstens dann, wenn man ihn als vollkommen leblos ansieht), sondern durch die einseitige Gleichgewichtsverschiebung sind Bedingungen im Stoffwechsel und der gegenseitigen Beziehungen der einzelnen Teile entstanden, die seinem intakten Bestehen nicht mehr adäquat sind: der physiologische

Metabolismus hat sich eben als Ganzes verändert, insofern er sich in seinen Teilen und deren Beziehungen verändert hat, wobei diese Teile selbst eben andre geworden sind. Auf die Bedeutung des Nucleolus in unserm Falle in der ruhenden Zelle, also während seines Bestandes, können aus seinen späteren Wandlungen keine Schlüsse gezogen werden. —

Es ist klar, wo ich hinaus will. Eine Funktion, eine aktuelle Bedeutung für einen bestimmten Funktionszustand der Zelle kann ein Teil nur haben, wenn er relativ stabil ist, deshalb ist für die Funktionsanalyse der Zellbestandteile ja überhaupt für die Analyse zellphysiologischer Geschehen zunächst der stationäre Gleichgewichtszustand geeigneter als die einseitig fließenden Geschehensprozesse, denn die in diesem Falle erfolgende Änderung im Gesamtzustand der Zelle ist nichts andres als die vollständigere oder unvollständigere Umordnung der Teile, die verschwinden, um neuen Zuständen und Gebilden Platz zu machen. Hier ist es demnach höchstens möglich, gesetzmäßige Sukzessionen aufzustellen, indem jeder vorangegangene Zustand den folgenden bedingt und in ihm aufgeht (morphologischer Metabolismus von Růžička). Jeder Teilbestandteil der Zelle hat hier nur insofern Bedeutung und ist charakterisiert als er zu einem andern wird oder einen andern Teil verändert. Im stationären Gleichgewicht der »ruhenden« Zelle, d. h. wo sich, um einen mathematischen Ausdruck zu gebrauchen, die einzelnen Vorgänge, die positiven und die negativen, zu Null aufheben, kommt jedem der Teile eine bestimmte Bedeutung zu, und insofern das System als Ganzes relativ stationär bleibt, füllt jeder Teil im Getriebe des Gesamtstoffwechsels einen bestimmten Platz aus, und insofern er als wichtiges und unentbehrliches Glied für dessen spezifischen Ablauf bezeichnet werden kann, hat er eine Funktion.

Nebenbei möchte ich bemerken, daß ich als Kennzeichen, die ein Teil der Zellen haben muß, um als funktionierend in eigentlichem Sinne zu gelten (im Gegensatz zum bloßen Verändertwerden durch andre Teile), folgende anführen möchte. Zunächst muß jener Bestandteil autochthonen Stoffwechsel haben, d. h. er muß in sich selbst einen Stoff und Energiewechsel erhalten, der zwar in seinem Ablauf durch die Umgebung bedingt, jedoch in seiner Spezifizität nicht restlos bedingt ist, er muß dann weiter gemäß seiner dadurch bedingten spezifischen Eigenschaften auf andre Teile einwirken d. h. funktionieren, und zwar so, daß er selbst dadurch im wesentlichen unverändert bleibt, er muß also relativ stabil sein, was in diesem Fall nur mit einer gewissen komplizierten Struktur verbunden sein kann. Endlich muß seine Leistung ein notwendiges und spezifisches Glied des bestehenden Gesamtstoffwechsels sein.

Die Analyse der Zellphysiologie und der Bedeutung und Funktion der Zellteile hat also bei der ruhenden Zelle einzusetzen und sich des Experimentes zu bedienen, um dadurch eine Einstellung in neue Gleichgewichtszustände zu bewerkstelligen und aus der so veränderten morphologisch erkennbaren Zellstruktur auf Grund der bekannten Bedingungen derselben, eben der experimentellen, die Bedeutung der einzelnen Zellteile aus der stattgefundenen Gleichgewichtsverschiebung zu erkennen. Daß an Stelle des Experimentes auch die Beobachtung gegebener Einflüsse äußerer oder innerer Natur (Depression, Alter) treten muß, ist in vielen Fällen unausbleiblich.

Es ist das große, unvergängliche Verdienst Richard Hertwigs, mit seiner Kernplasmarelationslehre zwei von den Teilsystemen und auch wieder nur in einer Relation, der Volumbeziehung, als Glieder eines stationären Gleichgewichtszustandes aufgefaßt zu haben. Um jedoch tiefer einzudringen, ist es notwendig, einige weitere Relationen gegebener Systemteile rein mathematisch in ihren möglichen Beziehungen zu betrachten.

Was zunächst die Nucleolen betrifft, so hat, soviel mir bekannt, als einer der ersten Růžička in einer ungemein reichhaltigen und leider nur zu wenig berücksichtigten Arbeit dieselben vom Standpunkt der Relation betrachtet: »Man kann somit zwischen der Größe der Nucleolen und des Kernes eine konstante Beziehung erkennen, welche ich für analog mit der Kernplasmarelation halten muß. Diesen Fall der intracellulären Regulationsvorgänge halte ich für ausschlaggebend bei der Beurteilung der Natur der Nucleolen.« Die Relationen der Teile, eventuell unter experimentell veränderten Bedingungen, ergeben also ganz so, wie auch ich meine, die sichersten Anhaltspunkte für eine Analyse der Bedeutung jener Bestandteile.

Ohne zunächst die Arbeit Růžičkas zu kennen, habe ich reichen Gebrauch von der Nucleolenkernrelation (N.-K.-Rel.), wie ich sie zu nennen vorschlage, Gebrauch gemacht.

Zur allgemeinen Methode der Relationsbetrachtung möchte ich im nachstehenden folgendes bemerken.

Die Bedeutung der Oberfläche ist — allerdings von mehr physiologischer Seite — schon oft betont worden (Verworn, Pütter, Wolfg. Ostwald, spez. Oberfläche). Es wird gut sein, die verschiedenen möglichen Relationen zu betrachten.

Pütters Relation zwischen Organgröße und aktiver Oberfläche, die er als Flächengröße ($\sqrt{F} : \sqrt[3]{Vol}$) bezeichnet, kommt für uns hier weniger in Betracht, da wir im engeren Sinne cytologische Fragen betrachten,

jedoch könnte auch hier eine Beziehung zwischen der freien Oberfläche der Zelle — eventuell ist dieses ihre aktive Oberfläche — und ihrem Volumen bzw. ihrer Kerngröße bestehen. Im folgenden betrachten wir besonders die möglichen Kern-Zellrelationen.

1. Aus dem verschiedenen Anwachsen der Oberfläche und des Volumens bei jeder Vergrößerung eines Körpers ergibt sich, daß das spezifische Volumen, bezogen auf die Oberflächeneinheit, um so größer wird, die spezifische Oberfläche um so kleiner. Diese Beziehung wurde von Verworn und im Anschluß daran von Němec, Driesch und vielen Autoren für den Eintritt der Zellteilung als wesentlich angesehen.

2. Bei Betrachtung der Relationen zwischen Kern und Zelle denken wir uns beide kugelförmig, wobei R den Radius der Zelle, r den des Kernes bedeuten soll.

Ich führe zunächst folgende Begriffe neu ein[1]):

Spezifische Zellvolumen-Kernoberfläche $(R^3 \cdot c : r^2)$, bei proportionaler Veränderung von Zell- und Kernradius ist also diese Relation denselben Veränderungen unterworfen wie das spezifische Volumen eines der beiden Komponenten. Verändern sich die Volumina nicht proportional — wird also die Kernplasmarelation beim Zellwachstum verändert —, so ergeben sich interessante Befunde.

Spezifische Zelloberfläche-Kernvolumenrelation $(R^2 \cdot c : r^3)$, sie verhält sich bei proportionalem Wachstum wie die spezifische Oberfläche eines der beiden Komponenten.

Die spezifische Zellvolum-Kernoberflächenrelation wird also bei proportionalem Radiuswachstum größer, die spezifische Zelloberfläche-Kernvolumenrelation kleiner. Diese Relationen besagen, wieviel Zellvolumseinheiten auf die Kernoberflächeneinheit, bzw. wieviel Zelloberflächeneinheiten auf die Kernvolumseinheit entfallen, was für den Stoffaustausch zwischen Kern, Plasma und der Außenwelt von Bedeutung sein muß.

Wenn ein bestimmtes Wachstum eines der beiden Teilsysteme, Kern oder Plasma, eintritt, so ergibt sich folgendes:

Das Volumen wachse um m, $\left(m \cdot \frac{4\,r^3\,\pi}{3}\right)$, die Oberfläche ist dann $6\pi\, m^{2/3}\, r^2$;

die Oberfläche wachse um m, $(m \cdot 6\,r^2\,\pi)$, das Volumen ist dann $3/4\,\pi\, m^{3/2}\, r^3$.

Wir kommen so wieder zu einer andern Fassung des schon Gefundenen, daß die Oberfläche relativ weniger wächst wie das Volumen.

---

[1]) V = Zellvolumen, v = Kernvolumen, O = Zelloberfläche, o = Kernoberfläche, c = eine Konstante, die sich aus der Ableitung ergibt, die ich jedoch meist weglasse.

3. Diese Relationen verwendet zur Aufstellung des spezifischen Zelloberflächen-Kernvolumens bei Wachstum des Kern- und Zellvolumens in proportionaler Weise ergibt: $c \cdot R^3 \sqrt[3]{m} : r^2 = V_1 : o_1$, $(V_1 = mV)$, d. h. die Zellvolumen-Kernoberflächenrelation wird um so größer bei gleichbleibender K.-Pl.-Relation, je größer der Radius, und umgekehrt verhält sich die Zelloberflächen-Kernvolumenrelation. Man sieht, daß bei gleichbleibender K.-Pl.-Relation und absolutem Volumwachstum nicht nur die spezifische Oberfläche der einzelnen Komponenten, sondern natürlich auch obige Relationen zwischen beiden Systemen wachsen bzw. fallen. Obige Relationen sind deshalb so geeignet, weil sie sowohl Volumen als Oberfläche jeder der beiden Komponenten in eine Relation zueinander bringen.

Läßt man die Relation zwischen Zell- und Kernoberfläche bei Wachstum konstant bleiben, wobei natürlich auch die K.-Pl.-Relation unverändert bleibt, so erhält man in obigem Ausdruck statt der Kubikwurzel die Quadratwurzel des Wachstumsfaktors m. Die Zunahme der V-o-Relat.[1]) (umgekehrt verhält sich die O-v-Relat.[2])), das eine Mal bei konstanter Kernplasmarelation (K.-Pl.-Rel.), das andre Mal bei konstanter Oberflächenrelation beider Teile, verhält sich bei Wachstum um den Faktor m wie die Kubikwurzel zur Quadratwurzel des Zunahmefaktors m. Das ergibt sich selbstverständlich, da ja Zunahme des Volumens um m eine geringere Zunahme der Relation erfordert als Zunahme der Oberfläche um denselben Faktor.

Man könnte sich nun fragen, ob es nicht irgendeine denkbare Variation der Dimensionen der Zelle und des Kernes gäbe, bei der die bisher behandelten Relationen konstant bleiben; wie man sich aber leicht überzeugen kann, ist das natürlich unmöglich.

Es fragt sich nun, was tatsächlich geschieht: Wächst der Kern bei wachsendem Zellvolumen so, daß die V-o-Relat. konstant bleibt, oder so, daß die O-v-Relat., oder endlich so, daß die Kernplasmarelation konstant bleibt? Es ist klar, daß im ersteren Falle der Kern viel stärker wachsen muß als die Zelle, d. h. die übliche Kernplasmarelation würde zugunsten des Kernes verschoben, im zweiten Falle weniger stark wie das Plasma, d. h. die K.-Pl.-Relation würde zugunsten letzterem verschoben und nur im dritten Fall würde das Wachstum proportional erfolgen. Was von alledem tatsächlich geschieht, läßt sich a priori nicht sagen. Jedoch

---

[1]) Diese Abkürzung werde ich statt spezifische Zellvolumen-Kernoberflächenrelation gebrauchen.

[2]) Abkürzung statt spezifische Zelloberfläche-Kernvolumenrelation.

kann man auf Grundlage physiologischer Erwägungen feststellen, daß ein allzu starkes Kernwachstum seine spezifische Oberfläche allzu sehr verkleinern und auch die O-v-Relat. allzu stark verändert würde. Es wirken also hemmende und fördernde Faktoren. Fördernd alle diejenigen, die sich schon aus der bedeutenderen Zellgröße ergeben und überhaupt aus den günstigen Umständen, die das Zellwachstum überhaupt möglich machen, hemmend alle jenen, die in der Störung der Stoffwechselbeziehungen bei allzu starkem Volumwachstum gegeben sind. Es wird offenbar sich so ein Gleichgewicht derart einstellen, daß je nach den äußeren oder inneren Existenzbedingungen, je nach der Leichtigkeit des Stoffaustausches sich ein verschieden starkes Kernwachstum im Gefolge des Zellwachstums einstellen wird, so daß bald mehr eine Annäherung an die Konstanz dieser, bald jener Relation während des Wachstums stattfindet. Sicher aber ist jedenfalls, daß bei wachsenden Zellen — auch wenn wir von allen speziell embryonalen Wachstumsbedingungen und äußeren Faktoren absehen — bestimmte Werte der einzelnen Relationen in bestimmten Zeitabschnitten bestehen, die diesem und nur diesem Größenzustand adäquat sind, gleichsam seine Parameter darstellen. Für jede andre Volumsgröße werden sich ceteris paribus andre Werte für diese Relationen der Zellbestandteile, insbesondere Kern und Plasma ergeben. Die Gesamtheit aller festgestellten Relationswerte für ein Größenstadium, die dieses eindeutig charakterisieren, möchte ich seine Zustandsrelationen nennen. Diese lassen sich natürlich nicht bloß für Kern und Plasma, sondern für alle andern stationären Zellbestandteile, die exakter Messung zugänglich sind, aufstellen. Ja man wird solche Zustandsrelationen nicht nur für die einzelnen Stadien des rein assimilatorischen Wachstums oder für experimentelle Größenänderungen aufstellen können, sondern auch für die einzelnen Stadien der Gleichgewichtsverschiebungen bzw. des Zustrebens auf neue Gleichgewichte, wie wir es im differenzierenden Wachstum (z. B. der Eizelle) oder in der Produktion von Secreten usw. finden, anwenden können.

Wie wir später noch sehen werden, nimmt die Kernplasmarelation mit dem Größenwachstum der Zelle ab, was man allgemein als Exponentialfunktion darstellen könnte, es zeigt sich jedoch, daß die Form dieser Kurve die lineare ist, denn die Relation $R^2 : r^3$ ist während des Wachstums konstant, während die Kernplasmarelation $(r^3 : R^3)$ abnimmt, daraus ergibt sich $R^2 : r^3 = \text{konst.} = (r^3 : R^3)^{-1} \cdot \frac{1}{R}$. Es findet also die Abnahme der Kernplasmarelation mit zunehmendem Zellwachstum in unserem Falle proportional dem Zellradius statt, gewiß eine

auffallend einfache, wiewohl streng gültige Gesetzmäßigkeit, die die Brauchbarkeit unsrer Methode treffend illustriert.

Außerdem möchte ich noch folgendes bemerken. Um z. B. die V-o-Relation konstant zu erhalten, müßte, wenn das Zellvolumen um m wächst (also der Radius um $\sqrt[3]{m}$), die Kernoberfläche natürlich auch um m wachsen, wobei jedoch das Volumen um mehr als m zunimmt; der Radius ist mithin um die $\sqrt{m}$ angewaehsen. Demnach muß die Kernplasmarelation von $c \cdot r^3 : R^3$ auf $(c \cdot r^3 : R^3) \cdot (\sqrt[3]{m^3} : \sqrt[2]{m^2})$ [1]) anwachsen, der Kern muß also relativ mehr zunehmen. Das Anwachsen der Radien der Zelle und des Kernes verhält sich demgemäß unter obigen Bedingungen wie $\sqrt[3]{m} : \sqrt[2]{m}$, das Umgekehrte ergibt sich natürlich, wenn während des Wachstums die O-v-Relation konstant bleiben soll.

Allgemein möchte ich noch bemerken, daß sich mir daraus zu ergeben scheint, daß, abgesehen von anderm, die V-o-Relation mehr intracelluläre Beziehungen (zwischen der aktiven Oberfläche des Kernes als der resorbierenden bzw. sezernierenden Fläche und dem Plasmavolumen), die O-v-Relation mehr extracelluläre Beziehungen angibt, indem sie ein Maß der Stoffe angibt, die durch die aktive Zelloberfläche und durch das Plasma hindurch aufgenommen und pro Volumeneinheit des Kernes resorbiert werden und umgekehrt. Erstere Relation könnte man demnach die intracelluläre, letztere die extracelluläre Stoffwechselrelation nennen.

Endlich wäre noch darauf hinzuweisen, daß in Zellen, deren Kern sich in mehrere geteilt hat, nach Němec unstreitig bessere Stoffwechselbeziehungen zwischen Kern und Plasmasubstanz bestehen, die weder in einer Volum-, noch Oberflächen-, noch kombinierten Relation zum Ausdruck gebracht werden können, hier kommt es nicht darauf an, wieviel Volumseinheiten Plasma auf Volum- oder Oberflächeneinheiten des Kernes kommen und vice versa, sondern auf einen Distanzfaktor, der sich als arithmetisches Mittel der Distanzen aller (unendlich vieler) Volumselemente des Plasmas vom Kern erweist. Wollen wir hier irgendeiner Relation im früheren Sinne etwas über die diesbezüglichen Verhältnisse entnehmen, so ist klar, daß wir sie mit dem mittleren, reziproken Distanzfaktor funktional verbinden müßten, denn die Stoffwechselbedingungen werden jetzt unabhängig von allen andern Relationen schon allein durch die Vergrößerung der Anzahl der Kerne günstiger, also verhalten sie sich umgekehrt proportional den mittleren Distanzfaktoren oder eventuell einer komplexeren direkten Funktion derselben.

[1]) Ich schreibe die Gleichungen, um das Abrücken der Zeilen im Druck zu vermeiden, lieber auf diese Weise.

Obgleich ich mir sehr wohl bewußt bin, in diesen einleitenden Bemerkungen weit mehr Programm und theoretischen Entwurf gebracht zu haben als die folgenden bescheidenen Ausführungen und Beobachtungen jemals werden mit konkretem Inhalt erfüllen können, gab ich mich dennoch der Hoffnung hin, daß diese Andeutungen vielleicht manchem Interesse abgewinnen werden und so vielleicht die Analyse der Zellbestandteile in diesem Sinne, durch die Arbeit andrer gefördert würde, weit mehr als ich das selbst imstande bin: Ja es kann schon die rein mathematische Bearbeitung, deren Prinzipien hier nur angedeutet werden konnten, durch die Verwertung des bisherigen gewonnenen Zahlenmaterials vielleicht Aufschluß über physiologische Vorgänge, etwa die Stoffaustauschintensität zwischen Kern und Plasma oder über die Assimilations- und Dissimilationsphasen und ihre Verteilung etwa auf Grund von Oberflächen- und Volumrelationsmessung bei verschiedener Temperatur und Zugrundelegen des für die meisten physiologischen Vorgänge bekannten Temperaturkoeffizienten und eventuell derer für die Quellung, Diffusion usw., gewinnen. Viele Tatsachen der experimentellen Cytologie liegen hier vor, deren rechnerische Bearbeitung großen Erkenntnisgewinn verspricht.

B.

Spezieller und theoretischer Teil.

I. Sida crystallina.

1) Zell- und Kerngröße in ihrer Beziehung zum Körperwachstum in der individuellen Entwicklung.

Die Cladoceren eignen sich für das Studium der Probleme der Zellgröße und des Wachstums deshalb so ganz vorzüglich, weil bei ihnen ein Faktor viel weniger ins Gewicht fällt, es ist der Eintritt der Geschlechtsreife. Bei andern Tieren, deren Größenentwicklung mit der Erreichung der Geschlechtsreife, also mit dem Abschluß der meist als die der Entwicklung bezeichneten Periode, zusammenfällt, ist es klar, daß bei einer Feststellung der Wachstumsverhältnisse, insbesondere der Zellwachstumsvorgänge, ein Faktor hineinspielt, der darin gegeben ist, daß eben die postembryonale Entwicklung bis zur Geschlechtsreife noch nicht vollendet ist und insofern diese Periode noch zur Fertigstellung des Organismus beiträgt, eigentlich noch der letzte Abschnitt der Embryonalentwicklung selbst im weitesten Sinne des Wortes ist. Bei letzterer Entwicklung liegen aber so eigenartige Verhältnisse vor, daß von einer Übertragung cytologischer Wachstumsbefunde an solchen eigentlich noch nicht voll-

entwickelten und differenzierten Zellen auf die Wachstumsbefunde fertiger Organismen meist wohl abgesehen werden muß. Denn es scheint mir ein tiefgreifender Unterschied zu bestehen zwischen dem Wachstum einer jugendlichen oder embryonalen Zelle, das Hand in Hand mit der endgültigen Ausbildung des Körpers geht, und dem Wachstum einer Zelle wie es etwa nach vollendeter Entwicklung im fertigen Organismus, sei es als Folge der Funktion oder als Folge wachsenden Alters bei oft mangelnder Teilungsfähigkeit, erfolgt. Derartige Wachstumsvorgänge in Zellen ausgebildeter, höherer Organismen sind aber schon deshalb nicht sehr zahlreich, weil wie bekannt eben höhere Organismen vielfach nach der Geschlechtsreife nicht mehr nennenswert wachsen.

Ganz anders bei den Cladoceren. Hier findet nach dem Eintritt der Sexualreife noch ein weiteres bedeutendes Körperwachstum statt, und die endgültige Größe — die eigentlich deshalb nie endgültig, d. h. im System selbst bedingt ist — hängt hier sehr stark von äußeren Faktoren ab, die das schnelle und dauernde Wachstum ermöglichen. Es sind das insbesondere niedere Temperatur, geringe parthenogenetische Generationszahl, viel und günstige Nahrung[1]). Sind diese Bedingungen nicht realisiert, so kann das Wachstum schon bald nach der Sexualreife sistiert werden, ja es scheint unter Umständen sogar zu einer Verfrühung von dessen Eintritt zu kommen. Diese nur seltenen Befunde kommen für uns wenig in Betracht. Sind jedoch die Existenzbedingungen günstig, so kann die Körpergröße ganz alter Tiere um das Vielfache die Größe junger aber geschlechtsreifer übersteigen[2]).

Hier liegt uns das typische Wachstum ohne komplizierende Erscheinungen bei einem ausdifferenzierten, geschlechtsreifen Tiere vor. Ein idealer Fall für das Studium des Wachstumsproblems und der Frage, wie verhält sich die Zellgröße dabei!

Um die Ergebnisse der Analyse der Zell- und Kerngröße zu verschiedenen Jahreszeiten zu verstehen, ist es notwendig, zuerst eben jene Wachstumsprozesse cytologisch zu erforschen. Später soll dann auf diese Probleme genauer eingegangen werden.

a) Untersuchungen am Darmepithel.

Folgende Tabelle I gibt die Resultate der Zellenmessungen an Flächenschnitten durch die Region I des Darmes von Tieren aus demselben Fang. Die Länge der Tiere ist in Mikrometerwerten angegeben. Die größten Exemplare der Tabelle zeigen etwa die maximale Größe, die *Sida* in den

---

[1]) Vgl. diesbezüglich Papanicolau, v. Scharfenberg, Woltereck.

[2]) Siehe meine Arbeit über die Cyclomorphose der Cladoceren.

Tabelle I.

Darmepithelzellen und Körperwachstum. (Flächenschnitte.)

Körperlänge in Mikrometerwerten	Zellfläche μ^2	Kernfläche μ^2	Kern Länge	Kern Breite	Nucleolusfläche	K./Pl.-Relation	N./K.-Relation	Quadrat der Körperlänge: Zellfläche	Quadrat der Körperlänge: Kernfläche	Zellvolumen: Kernoberfläche	Zelloberfläche: Kernvolumen
20, Embryo	21	10,8	3,3	3,3	2,25	0,514	0,220	19,0	37	2	11
54, reif	124	54,7	7,4	7,4	14,4	0,441	0,270	23,5	54	5	6
58, »	150	60,2	8,6	7,0	14,4	0,400	0,240	22,4	56	6	5
73, »	286	99,4	11,7	8,5	23,0	0,347	0,232	18,6	55	9	5
82, »	315	105,4	12,4	8,5	21,1	0,334	0,200	21,3	64	10	4
90, »	425	135,8	14,0	9,7	24,0	0,319	0,177	19,0	59	13	5

betreffenden Gewässern erreichen kann. Die Angabe »reif« besagt, daß die Tiere bereits Eier im Brutraum haben, widrigenfalls »unreif« steht. Der Embryo gehört einem andern Fang und Teich an und steht gegen das Ende der Entwicklung im Brutraum. Die Unterschiede der Zell- und Kerngröße sind so schlagend, daß sie durch das andre Fangdatum und den andern Fangort bedingten Unterschiede verschwinden. Alle absoluten Maße sind in μ angegeben. Der Einfachheit halber wurde die Kernplasmarelation als Flächenbeziehung angegeben, ebenso die Nucleolarkernrelation. Da ich überhaupt beide Relationen immer als Quotienten der kleineren durch die größere Größe darstelle, so geben die Relationen immer ein unmittelbares Maß für die relative Größe von Kern bzw. Nucleolen an. Bezüglich der andern zwei Relationen verweise ich auf den Eingangsabschnitt. Die Rubriken Quadrat der Körperlänge : Zellfläche bzw. Kernfläche geben die relative Kern- bzw. Zellgröße auf die Körpergröße bezogen an, um sie von deren Variation unabhängig darzustellen.

Fig. 1—3 auf Taf. I veranschaulichen drei Stadien der Größenentwicklung der Darmzellen, und zwar entspricht Fig. 1 dem Embryo der Tabelle, Fig. 2 der Körperlänge 54 (also dem kleinsten geschlechtsreifen Tier) und endlich Fig. 3 der Körperlänge 90, also dem ältesten Exemplar.

Auf Grund der Tabelle kann man nachfolgendes mit aller wünschenswerten Klarheit erkennen.

1. Die Zellfläche und, da die Zellproportionen wenigstens der geschlechtsreifen Tiere nahezu konstant bleiben, auch das Zellvolumen wächst fast proportional der Körpergröße. Es läßt sich jedoch ein geringer

stärkeres Wachstum der Zellen als des Körpers konstatieren, was nichts anderes bedeutet, als daß die alten Tiere mit relativ mehr Darmfläche arbeiten als die jungen, denn es muß ganz besonders hervorgehoben werden, daß schon außerordentlich frühzeitig sicher nach Abschluß der Embryonalentwicklung im Brutraum keine Zellteilungen im Darmepithel mehr stattfinden. Die Zellenzahl ist also fixiert. Es muß einer späteren mehr entwicklungsmechanischen Arbeit vorbehalten bleiben, die Wachstumsverhältnisse des Darmrohres als Ganzes bei Alterszunahme und experimentellen Einwirkungen zu analysieren.

Hinsichtlich der Zellgröße macht nur der Embryo eine Ausnahme, was ja in Anbetracht des Umstandes, daß hier erst die endgültige Gestaltung und Differenzierung des Darmes stattfindet, nicht verwunderlich ist. Schon ohne Messung bei Betrachtung der Tiere in toto fällt einem auf, daß auf diesem Stadium das Volumen des Darmes relativ größer ist als auf späteren Stadien.

2. Die Kerngröße wächst streng der Körpergröße proportional. Der Embryo macht auch hier die anderweitig bekannte Ausnahme, daß er relativ viel mehr Kernmasse besitzt als die älteren Entwicklungsstadien. Im ganzen Wachstum nach Erlangung der Geschlechtsreife — die Stadien vor derselben standen mir in gewünschtem Ausmaße nicht zur Verfügung — bleibt das relative Gesamtkernvolumen des Darmrohres dasselbe.

3. Hieraus ergibt sich, daß die Kernplasmarelation im wachsenden Organismus eine stetige Abnahme erfährt. Sie ist im Embryo sehr hoch (Fig. 1) und sinkt bis zum Tode der alten und extrem großen Tiere. Diese Abnahme der Kernplasmarelation ist mehrmals beobachtet worden und steht in Übereinstimmung mit der Minotschen Alterstheorie.

4. Die Nucleolar-Kernrelation[1]) nimmt ebenfalls ab, und demnach fällt auch die relative Gesamtnucleolarmasse des Darmes mit zunehmendem Alter. Das scheint gegen die Kernsecrettheorie zu sprechen, insofern die Stoffwechselprodukte, deren Depot ja der Nucleolus sein soll, im Alter nach langdauernder Funktion der Darmzellen eher zu- als abnehmen müßten.

5. Besondere Beachtung verdienen die beiden Relationen, die Zellvolumen und Kernoberfläche und vice versa miteinander verknüpfen, da hier einmal die relative Massebeziehung beider Zellkomponenten in

[1]) Es handelt sich hier wie im folgenden immer um achromatische, eosinophile Nucleolen.

Rechnung tritt, dann aber auch die absolute Größe der Zelle und des Kernes und die Verhältnisse der relativen Oberflächen usw. in Erscheinung treten, also alle für die Funktion wesentlichen absoluten und relativen Massenbeziehungen bei der Analyse in Erscheinung treten.

a) Der Zellvolum-Kernoberflächenrelation entnehmen wir einmal, daß die relativen Oberflächen mit zunehmender Zell- und Kerngröße abnehmen. Da sich jedoch zeigt, daß die Zelloberflächen-Kernvolumrelation konstant bleibt, ergibt sich für erstere Relation, daß außerdem eine derartige Verschiebung in Zell- und Kerngröße eintritt, daß auf die Oberflächeneinheit des Kernes eine immer größere Anzahl Zellvolumseinheiten entfällt oder umgekehrt, daß auf die Plasmavolumseinheit immer weniger Beziehungsmöglichkeiten zum Kern entfallen. Das spricht für die Alters- und Depressionstheorie von Child, der postuliert, daß das Alter darin gelegen sei, daß der Zellmetabolismus, der in den Wechselbeziehungen zwischen Kern und Plasma gegeben ist, herabgesetzt wird. Zugleich zeigt sich, daß die Theorie des Alterns von Minot und Child, wie unser identisches Beispiel ergibt, in unmittelbarem Zusammenhang stehen.

Unsere Relation steht offenbar in irgendeiner Beziehung zum intracellulären Stoffwechsel und zeigt gleichzeitig, daß derselbe mit dem Alter abnimmt, und zwar würde er schon an und für sich abnehmen, da die Volumina stärker als die Oberflächen wachsen, er nimmt aber in unserm Falle noch mehr ab, da das Kernvolumen nicht proportional dem Zellvolumen wächst. Es findet also Herabsetzung des intracellulären Stoffwechsels im Alter statt.

b) Auffallend und vielsagend ist das Verhalten der Zelloberflächen-Kernvolumrelation, denn sie bleibt während des Zellwachstums konstant[1]). Es zeigt sich hier, daß weder die Kernplasmarelation, sei es als Oberflächen- oder Kernvolumrelation, uns einen Aufschluß darüber gibt, welche intra- bzw. extracellulären Beziehungen bei der proportionalen Veränderung der Zellteile im Wachstum konstant bleiben; und wie hohe Bedeutung kann nicht eine Konstante besitzen, da sie tiefgreifende Schlüsse auf das Gleichgewicht in einem System zuläßt. Unsere Relation besagt nun, daß pro Kernvolumeinheit eine konstante Zelloberflächengröße entfällt, oder daß umgekehrt pro Zelloberflächeneinheit ein bestimmtes Kernvolumen kommt. Da hier die Zelloberfläche eine Rolle spielt, scheint mir diese Relation mehr die Beziehungen der Zelle als

[1]) Wie wir eingangs bemerkt, ergibt sich daraus, daß die Kernplasmarelation proportional der Zellgröße und dem Alter abnimmt.

Ganzes bzw. ihrer einzelnen Systemteile zur Außenwelt zu zeigen. In überraschender Übereinstimmung damit steht der Befund an der Embryonalzelle, denn unsre Relation zeigt, daß, wie nicht anders zu erwarten, die Stoffwechselbeziehungen der Darmzellen nach außen in dieser Zeit geringe sind, was ja klar ist, da noch keine Nahrung zur Resorption gelangt, vielmehr nach dem auf diesem Stadium schon längst erfolgten Dotterverbrauch Nährstoffe des Fruchtwassers im Brutraum, wie wir seit Weismann wissen, zur Resorption und zwar durch den ganzen Körper gelangen. Die Darmzellen haben also hier noch keine resorbierende Funktion fürs Ganze, und demgemäß ist ihre extracelluläre Relation von ganz andrer Größenordnung als bei den intensiv und nicht nur für sich selbst, sondern für den ganzen Körper nach außen funktionierenden (resorbierenden) Darmzellen der freilebenden Tiere. Aus der sub a besprochenen Relation ergibt sich jedoch dazu die korrespondierende Tatsache, daß der Stoffwechsel in den Zellen selbst besonders zur Zeit der embryonalen Bestehungsprozesse sehr groß und rege ist, während mit zunehmendem Alter eine derartige Massen- und Oberflächenverschiebung stattfindet, daß immer mehr intracelluläre Hemmungen eintreten, durch die die Zelle und der Körper zugrunde geht (Alterstheorie Minots und besonders Childs). Aber unsre Zahlen geben uns noch weitere physiologische Aufschlüsse.

Wenn die Darmzellen und demgemäß die Darmoberfläche annähernd proportional der Körpergröße wachsen, so muß mit steigendem Körpervolumen ein Mißverhältnis zwischen ernährendem Darmkanal und dem zu ernährenden Körper eintreten. Denn der Verbrauch steigt mit dem Volum, also mit dem Kubus, die Aufnahme durch die Darmoberfläche kann gemäß der Flächenzunahme nur mit dem Quadrate wachsen. Es haben also die Darmzellen der alten Tiere — auch wenn wir vom geringeren Stoffwechsel derselben im Alter absehen, was durch die größere Embryonenzahl mehr als kompensiert wird — mehr resorbierende Funktion zu leisten als die der jungen. Und da zeigt unsre Relation das Auffallende. Man hätte früher sagen können, warum denn bei unstreitig sich aus der Zellvolum-Kernoberflächenrelation ergebender Abnahme der intracellulären Stoffwechselvorgänge zwischen Kern und Plasma nicht auch die extracellulären Stoffwechselvorgänge darunter leiden, daß dies aber aus unsrer zweiten Relation nicht hervorgehe, da diese ja postembryonal konstant bleibt. Die Antwort darauf ist, daß auch die extracellulären Beziehungen darunter selbstverständlich leiden müssen, insofern sie in funktionaler Abhängigkeit zu den intracellulären stehen, und deshalb vermissen wir auch die — aus dem Verhältnis von notwendiger Nahrung und Darm-

fläche sich ergebende — Steigerung der Leistungen der Zelle nach außen, aber sie sinken auch nicht entsprechend dem Zurückgehen der intracellulären Beziehungen, und wenn sie schon nicht steigen können, so bleiben sie doch konstant. Es stellt sich so ein Ausgleich, ein Gleichgewicht im weitesten physiologischen Sinne des Wortes ein, zwischen notwendiger Leistung und tatsächlichem Vermögen. Die Ernährung der älteren und größeren Tiere muß jedenfalls relativ schlechter sein als die der jungen. Sinkt mit zunehmendem Alter die intracelluläre Relation noch mehr — steigt also unser Wert für $R^3 : r^2$ — ohne eine Kompensierung nach andrer Richtung zu erreichen, so muß die intracelluläre Relation sich also verschlechtern — $R^2 : r^3$ wird fallen. Hat das einen bestimmten Grad erreicht, so muß endlich der Tod unter fortgesetzter Abnahme des Zellstoffwechsels und des ganzen Körperumsatzes erfolgen. Das Wachstum selbst, welches unter ständiger Erreichung und Überschreitung von Gleichgewichten stattfindet, findet schließlich durch sich selbst das Ende, damit ist aber der Punkt erreicht, an dem es unaufhaltsam dem Tode entgegengeht, denn Zellen, die nicht mehr wachsen, und überhaupt lebende Substanz, die sich nicht vermehrt, ist dem Untergange verfallen, wie ich nach den schönen Untersuchungen Rubners annehme.

Wenn ich auch weit davon entfernt bin zu glauben, daß die im vorstehenden unternommene Trennung der Zellfunktionen auf Grund von Relationen mehr als eine grobe und vorläufige ist, die jedenfalls nicht streng richtig ist, so glaube ich doch, daß in dem eigentümlichen Verhalten unsrer Relationen mehr als eine bloße Variation von zufälligen Zahlen zu finden ist und daß dadurch wirkliche physiologische Zustände, wenn auch einseitig und unvollkommen, charakterisiert sind. Jedenfalls darf man nun aber nicht in den Fehler verfallen, diese Relationen und die ihnen gegebene Deutung, die zunächst nur für die Komplikationen, wie sie bei einfachem, nicht differentiellem Wachstum auftreten[1]), entwickelt wurden, nun ohne weiteres auf funktionale Änderungen ein und derselben Zelle bei gleichbleibender Größe anzuwenden. Hier ist

[1]) Bezüglich des Mechanismus wird im Anschluß an früheres folgendes zu bemerken sein. Die Zellvolumen-Kernoberflächenrelation muß bei proportionalem Zell- und Kernwachstum zunehmen, weiters um so mehr, je weniger der Kern relativ wächst und vice versa; ersteres ist im vorliegenden der Fall. Die Zelloberflächen-Kernvolumenrelation nimmt bei proportionalem Wachstum von Zelle und Kern ab, natürlich um so stärker, je stärker der Kern relativ wächst. Es ist demnach klar, daß durch bestimmte Regulation und Disproportionalität des Kernwachstums die Konstante der einen oder andern Relation konstant bleiben kann.

vorläufig nichts damit und mit Relationen überhaupt anzufangen, und ich muß demnach auch die Anwendung der Kernplasmarelationslehre zur Erklärung — nicht Beschreibung! — z. B. der Prozesse des Eiwachstums als verfehlt bezeichnen.

b) Untersuchungen an Ganglienzellen.

Als zweites histologisches Element nehme ich die auch anderweitig als eigenartig erkannten Ganglienzellen bzw. ihre Kerne, da die Größe der Zellen nicht exakt meßbar ist. Untersucht wurde das Ganglion opticum (Tabelle II).

Tabelle II.

Zellkerne des Gangl. opticum während des Körperwachstums.

Körperlänge in Mikrometerwerten	Durchmesser der Kerne μ	Kernfläche μ^2	Quadrat der Körperlänge: Kernfläche
20, Embryo	5,4	29,1	13
49, unreif	5,8	33,6	71
54, geschlechtsreif	5,2	27,0	104
58, »	6,0	36,0	93
73, »	6,6	43,5	122
82, »	6,3	39,6	169
90, »	6,8	46,2	175

Es zeigt sich, daß die Ganglienzellkerne und damit wohl im wesentlichen auch ihre Zellkörper außerordentlich im Wachstum hinter dem Gesamtwachstum zurückbleiben. Es findet also jedenfalls Abnahme des gesamten relativen Ganglienvolumens mit zunehmendem Alter statt. Etwas ganz ähnliches werden wir später am Gehirn von *Daphnia pulex* finden. Weiteres von Bedeutung wäre nicht zu bemerken.

Halten wir die über die Zellgröße bisher gewonnenen Daten zusammen, so ergibt sich, daß, da Zellteilungen in den von mir untersuchten Organen in postembryonaler Entwicklungszeit wenigstens nicht mehr stattfinden, die einzelnen Organe verschieden mit ihrem Zellwachstum an der Gesamtzunahme des Körpervolumens beteiligt sind. Während die Darmzellen und damit das Darmrohr annähernd proportional dem Körpervolumen wachsen, eher noch etwas stärker, finden wir beim Nervensystem, besonders für die Ganglien, eine starke relative Abnahme. Während das rein celluläre Wachstum der Ganglienzellen ohne Zellvermehrung eine weitverbreitete Erscheinung ist, ist dasselbe für die Darmepithelzellen außerordentlich bemerkenswert. Es wäre demnach genanntes Epithel wohl auch zum Studium der fixen Zellenzahl (Eutelie) sehr geeignet. Es ist klar, daß bei Fehlen der Teilungsfähigkeit der Körper nur wachsen kann,

wenn die Darmkanalzellen wachsen, da ja der Stoffverbrauch infolge der gesteigerten Fruchtbarkeit nicht nur absolut, sondern auch relativ zunimmt. Mit andern Worten, es kann ein Körperwachstum nur streng proportional mit dem Darmwachstum, das bedeutet hier mit dem Wachstum seiner Zellen, stattfinden, ja es muß sogar, wie sich aus der Relation zwischen Flächen- und Volumwachstum ergibt, der Darmkanal relativ stärker wachsen. In welcher Weise sich aber auch die Darmzellen als relativ abgeschlossene Systeme an dieses Wachstum, das mit tiefgreifenden Verschiebungen in den gegenseitigen Relationen der einzelnen Teile verbunden ist, durch neue und immer neue Gleichgewichtseinstellungen anpassen, das haben wir früher zu beleuchten gesucht. Wachstum, zunächst rein cytotypisch betrachtet, ist Massenzunahme im ganzen unter sukzessiver Einstellung auf neue Gleichgewichte, die durch dieses Wachstum notwendig werden bzw. es in seinem weiteren Fortschreiten überhaupt erst ermöglichen.

2) Temporale Variation der Zell-, Kern- und Nucleolengröße in ihren gegenseitigen Beziehungen.

Sida ist im Gegensatz zu andern Cladoceren keiner starken Temporalvariation der Größe ausgesetzt, was sich als für unsre Untersuchungen sehr günstig erweist, da starke Verschiedenheiten der Individuengrößen in den einzelnen Monaten entsprechend den uns vorstehend bekannt gewordenen Wachstumsvorgängen den Gang der Variation der Elemente, insofern er durch die klimatischen Bedingungen einzelner Jahreszeiten bedingt ist, zu verwischen vermögen. Dessenungeachtet liegen auch bei einer gewissen Größenauswahl der untersuchten Exemplare geringe Größendifferenzen in den einzelnen Monaten vor, deren Einfluß jedoch auf Grund unsrer früheren Untersuchungen eliminierbar ist. Die untersuchten Teiche sind miteinander in direkter Verbindung und bieten sehr ähnliche Lebensbedingungen.

a) Untersuchungen am Darmepithel.

Nachfolgende Tabellen III, IV und die Fig. 4—12 auf Taf. I erläutern die Verhältnisse. Zusammenfassend will ich folgendes hervorheben[1]).

[1]) Bezüglich der Ursachen ist es klar, daß die Temperatur und die dadurch bedingten physiologischen Verhältnisse in allererster Linie von Einfluß auf die Variation sein müssen, da sie tiefgreifend und konstant variiert. Da jedoch eine Fülle andrer Faktoren ebenfalls unkontrollierbaren Einfluß ausübt, so kann natürlich im konkreten Fall der Einfluß der Temperatur verstärkt oder abgeschwächt werden. Trotzdem aber bildet, wie sich zeigen wird, gerade die Untersuchung freilebender Kolonien große Vorteile.

Tabelle III.

Darmepithel von *Sida crystallina* (Teich I).

Datum	Wassertemp. °C	Körperlänge	Zellvolumen	Kernvolumen	Nucleolusvol.	K./Pl.-Relation	N./K.-Relation	Quadrat der Körperlänge: Zellfläche	Quadrat der Körperlänge: Kernfläche	Kernoberfläche	Zellvolumen: Kernoberfläche	Zelloberfläche: Kernvolumen
2. V. 15	17,5	50	12012	698	65,5	0.058	0,093	5,9	20	567	21,0	11
1. IX. 15	24	45	6282	229	17,1	0,037	0,074	7,4	36	270	23,2	21
7. XI. 15	7,5	52	11200	775	44,6	0,069	0,057	6,7	19	608	18,4	9

Tabelle IV.

Darmepithel von *Sida crystallina* (Teich II).

Datum	Wassertemp. °C	Körperlänge	Zellvolumen	Kernvolumen	Nucleolusvol.	K./Pl.-Relation	N./K.-Relation	Quadrat der Körperlänge: Zellfläche	Quadrat der Körperlänge: Kernfläche	Kernoberfläche	Zellvolumen: Kernoberfläche	Zelloberfläche: Kernvolumen
2. V. 15	17,5	56	15566	1262	51	0,081	0,040	5,6	17	842	18,4	9
7. VII. 15	24	44	6998	137	9,2	0,020	0,066	5,9	49	191	36,6	44
7. XI. 15	7,5	51	9876	954	39,8	0,091	0,047	6,5	17	677	14,3	7

1. Die Kernplasmarelation steigt und fällt der Temperatur umgekehrt porportional. Da kleinere Tiere, wie sie in geringem Grade im Sommer vorliegen, größere Kernplasmarelation zeigen sollten, sie aber in der Tat kleinere haben, so ist der Temperatureinfluß bewiesen.

2. Die Nucleolar-Kernrelation zeigt kein übereinstimmendes Verhalten, in Beziehung auf späteres jedoch ergibt sich, daß sie sich ebenso verhält wie die K.-Pl.-Relation hinsichtlich der Temperatur.

3. Die relative Zellgröße bezogen auf die Körpergröße zeigt nur in einem Falle eine deutliche Verkleinerung im Sommer. Dieses Verhalten ist typisch für das Verhalten der Sommercladoceren im allgemeinen. Wir haben also hier, da eine Abnahme der Darmgröße nicht konstatierbar ist, es mit einer größeren Zahl um so kleinerer Zellen zu tun. Dieser Fall der Temperaturwirkung ist allgemein beobachtet, z. B. bei den Versuchen an Seeigeleiern (Marcus). Physiologisch ist er gut aus der dadurch bedingten Vergrößerung der spezifischen Oberfläche (W. Ostwald) zu erklären, wie überhaupt viele Autoren und wohl mit Recht das Hauptresultat oder den Hauptzweck der zelligen Differenzierung der Or-

ganismen in dem dadurch erleichterten Stoffwechsel der lebenden Masse und ihrer Differenzierung sehen[1]).

Für die Probleme der Cyclomorphose ist außerdem wichtig, daß die Zellverkleinerung im Sommer nicht rein in der Vermehrung ihrer Zahl aufgeht, sondern daß, da letztere nicht gleicherweise zunimmt, eine Abnahme der Körpergröße resultiert, in gewissem Gegensatz zum Verhalten sich furchender Keime, bei denen erstere Koinzidenz eine vollständige ist. Das kann, wie ich an anderm Orte ausführte, durch den Umstand erklärt werden, daß im ersteren Fall bloß Aufteilung gegebener lebender Masse stattfindet, im andern jedoch Wachstum durch Nahrungsaufnahme und Assimilation.

4. Ungemein klar ist die starke Abnahme der relativen Kerngröße bezogen auf die Körpergröße bei zunehmender Temperatur. Da wir außerdem wissen, daß die Kernplasmarelation ebenfalls sinkt bzw. steigt, so ist damit eine Abnahme der relativen Gesamtkernmasse[2]) bei hoher Temperatur gegeben. Denn wenn es sich nur um eine Verteilung der Kernmasse auf mehr Kerne in der Wärme handeln würde, so könnte die Kernplasmarelation nicht abnehmen, was sie tatsächlich tut.

5. Die Zellvolum-Kernoberflächenrelation und die Zelloberflächen-Kernvolumrelation im Zusammenhange im Laufe des Cyclus betrachtet, zeigen, daß letztere immer weit stärker variiert als erstere, ja daß sie im Teich I nahezu konstant bleibt. Da nun beide Relationen bei fallenden Zellproportionen sich gegensätzlich verhalten, so muß, wenn durch disproportionales Wachstum bzw. Wachstumshemmung eine Konstanz einer Relation eintritt, die andre um so mehr im früheren Sinne variieren und das um so mehr, wenn die disproportionale Veränderung so weit geht, daß die eine Relation umgekehrt variiert, als das nach dem Zellverhalten bei proportionalem Kernwachstum zu erwarten wäre.

Solche Kompensationsverhältnisse mit Annäherung der einen Relation an die Konstanz sind nun in der Tat in der Temporalvariation realisiert, und zwar ist es durchwegs ein und dieselbe, nämlich die Zellvolum-Kernoberflächenrelation, die durch disproportionales Ver-

[1]) Auch phylogenetisch läßt sich eine Zunahme der Zellverkleinerung bei zunehmender Zellenzahl bemerken, besonders bei dem Übergang der poikilothermen zu den homoiothermen, wo die Temperaturerhöhung und die Zellverkleinerung gemeinsam und in gegenseitiger Abhängigkeit die Voraussetzung der regen Lebenstätigkeit jener Organismen genannt werden können.

[2]) Siehe diesbezüglich die Arbeit Godlewskis.

halten der Zelle als Ganzes und des Kernes konstant bleibt, ja sogar zu umgekehrter Variation in geringem Grade kommen kann. Es ergibt sich aus der mathematischen Behandlung der Relationen, daß obige Relation bei sinkender Zellgröße und sinkender Kernplasmarelation, wie es bei Temperaturerhöhung der Fall ist, weniger variiert bzw. konstant bleibt und vice versa, das Umgekehrte, nämlich Erhöhung der Variationsbreite, gilt für die andre Relation ($R^2 : r^3$). Es ergibt sich so, daß man wie in unserm Falle eine Konstante des Zell- und Kernverhaltens im Laufe des Cyclus bei verschiedener Größe und Variation der einzelnen Zellbestandteile aufstellen kann (natürlich nur solange die Temperatur das Bestimmende ist), ebenso wie wir dies früher bezüglich der Wachstumsverhältnisse in der Ontogenese feststellen konnten, allerdings genau bei der andern, korrespondierenden Relation. Die Erkenntnis aber, daß sich ein Gleichgewicht bei absoluter und relativer Variation seiner Komponenten in einer Konstanten darstellen läßt, bzw. daß sich das Geschehen dieser Konstanten stark annähert, ist von hohem Werte, denn sie berechtigt uns zu dem Schluß, daß diese Konstante den wahren Gleichgewichtszustand unter veränderten äußeren oder inneren Bedingungen darstellt bzw. ihm nahekommt, aus der Art aber, wie die einzelnen Variablen zu einer konstanten verknüpft sind, lassen sich Schlüsse auf die jene konstanten Beziehungen bewirkenden und erhaltenden Ursachen gewinnen.

Zugleich aber gelangen wir so zu einem Einblick in die Triebkräfte, die gewisse Relationen (z. B. in unserm Falle die Kernplasmarelation) in einer bestimmten von äußeren und inneren Faktoren abhängigen Weise variabel machen — um nämlich, wie man auch teleologisch sagen kann, jene andern Relationen konstant zu erhalten oder sie der Konstanz doch mehr anzunähern als jede andere.

Daß in unserm einen Falle diese Relationskonstante ($R^3 : r^2$) sogar nach der gegenteiligen Seite überschritten wird, ist eine auch später noch zu erörternde häufige Tatsache, die beweist, daß diese Relation noch nicht vollständig das Gleichgewicht in Form einer Konstanten ausdrückt, sondern daß diese Verhältnisse — wie alle biologischen — zunächst noch komplizierter sind. Vielleicht gelingt es mit irgendeiner Gleichung, die allerdings mit Einführung mathematischer Konstanten und eventuell Exponenten arbeiten müßte, diese Verhältnisse vollkommen darzustellen.

Sicher ist, daß die Beziehung der Kernoberfläche zum Zellvolumen die Temperaturvariation der Zell- und Kerngröße sowohl

nach Oberfläche als nach Volum adäquater in einer Konstanten darstellt, als alle andern Relationen. Das bedeutet aber, daß das Verhältnis der Kernoberflächeneinheit zu einem bestimmten Zellvolumen — das, was ich früher als intracelluläre Stoffwechselbeziehungen bezeichnet habe — weniger variiert als alle andern Beziehungen, daß hingegen die Beziehungen der Kernvolumeneinheit zu einer bestimmten Zelloberflächengröße — das, was ich als extracelluläre Stoffwechselbedingungen bezeichnet habe — außerordentlich stark durch äußere Faktoren (Temperatur) im Laufe der Generationen verändert wird.

Hier kommen also die verschiedenen Bedingungen des Stoffwechsels, wie sie durch Temperatur, id est Assimilationsintensität usw., bedingt sind, klar zum Ausdruck, dort hingegen mehr das Bleibende im Wechsel. Jedoch ist diese Gleichgewichtsbedingung nur so lange konstant — und das gilt für jedes Gleichgewicht —, als die einzelnen Phasen derselben nur eine verschiedene Einstellung als Ganzes gegenüber einander erfahren[1]); sie sind jedoch in dem Augenblick anders als die Phasen selbst verändert werden und demnach auch die Gleichgewichtsbedingungen selbst andre werden. Bei allzu starker Temperaturerhöhung oder andern äußeren Faktoren kann es zu andern Stoffwechselreaktionen in Kern und Protoplasma kommen, deren Veränderung überhaupt niemals auf Grund früherer Gleichgewichte gefundenen Relationen dargestellt werden kann, sondern neuer bedürfen[2]). Wie zu erwarten, sehen wir das auch manchmal in der Temporalvariation, ohne daß dadurch unsre alten Konstanten ihre jetzt nur mehr adäquate Richtigkeit verlören.

Es wird vielleicht manchem scheinen, als ob ich hier auf Grund rein mathematischer Relationen Folgerungen zöge, die für die konkrete Beurteilung der Tatsachen wenig tatsächliche Bedeutung haben, doch ist dagegen zu bemerken, daß abgesehen davon, daß es auch für die Cytologie nicht unwichtig ist, sich über die Fragen der allgemeinen Gleichgewichtslehre und ihrer Anwendungsmöglichkeit klarer zu werden und so zu etwas anderen Gesichtspunkten als üblich zu gelangen, doch in unserm Falle durch die überraschende Geschlossenheit und Übereinstimmung der physiologischen Folgerungen — die bei weitem noch nicht alle hier von mir in extenso gezogen wurden — vielleicht etwas mehr und Tatsächlicheres gewonnen wurde als bloße Gesichtspunkte.

---

[1]) Über diese Verhältnisse der allgemeinen Phasengleichgewichte usw. vergleiche man meine Arbeit im Arch. f. Entwicklungsmech. (im Druck).

[2]) Vgl. die Ergebnisse Rautmanns oberhalb 20°—25° C.

b) Untersuchungen an Ganglienzellen
(dazu Fig. 24, 25, Taf. II).

Bezüglich der Zellkerne des Ganglion opticum kann ich mich kurz fassen. Die relative Größe ist im Sommer viel geringer, und da wir außerdem wissen, daß die kleineren Tiere, wie solche im Sommer vorliegen, relativ größere Kerne haben, so wird dadurch der Temperatureinfluß um so deutlicher.

c) Stützzellen des Auges[1])
(dazu Fig. 13—15, Taf. I).

Wie aus den Figuren unmittelbar ersichtlich, sind die Kerne dieser Zellen in der Wärme im Sommer viel kleiner und haben auch weitaus kleinere Nucleolen und ein feineres Chromatingerüst. Daß die Nucleolen besonders im Herbst groß sind, ist auf die sich hier neben der Temperatur geltend machende Depression (darüber später) zurückzuführen.

II. Daphnia longispina und pulex.

Daphnia pulex bzw. die Varietät *obtusa* sind Bewohner kleiner Tümpel, die sie oft so massenhaft bevölkern, daß infolge mangelnden oder ungenügenden Zu- und Abflusses starke Anhäufung von Stoffwechselprodukten stattfinden, die dann vielfach auf die Fortpflanzung und die Wachstumsprozesse hemmend, ja mißbildend wirken. Die Temperaturextreme sind sowohl täglich als jährlich bedeutender als in den Teichen. Diese Lokalitäten bewohnt vorzüglich *Daphnia longispina* und hat dadurch vielfach genau die entgegengesetzten Lebensbedingungen von *Daphnia pulex*, was für die Beurteilung der cytologischen Verhältnisse nicht belanglos ist.

1) Temporalvariation der Darmepithelzellen.

Ich werde zunächst die einzelnen Tümpel und Teiche gesondert besprechen und am Schluß dann die gemeinsamen Punkte, die übrigens von Anfang an hervorgehoben werden, erwähnen. Ich beginne mit *Daphnia longispina* var. *longisp.* s. str. der zwei untersuchten Teiche, die nahezu übereinstimmende Rassen und Lebensbedingungen zeigen.

Das Darmepithel verhält sich zur Messung sehr ungünstig, da einmal die Dimensionen außerordentlich klein sind und dann auch die außerordentlich zarten und empfindlichen Epithelzellen schwer gut zu konservieren sind.

[1]) Vgl. diesbezüglich die Arbeit von Miltz: Das Auge der Polyphemiden. Zoologica. Heft 28. 1899.

a) Daphnia longispina.

In Teich I (Tabelle V, Fig. 16—19, Taf. I) nimmt zunächst die Kernplasmarelation vom (hier erst Ende Juni) erfolgenden Ausschlüpfen der Exephippioweibchen in Übereinstimmung mit dem Sinken der Temperatur kontinuierlich zu. Auch die N.-K.-Relation zeigt sich umgekehrt

Tabelle V.

Darmepithel (Stelle I) von *Daphnia longisp.* (Teich I).

Datum	Wassertemp. °C	Körperlänge	Zellvolumen	Kernvolumen	Nucleolusvol.	K./Pl.-Relation	N./K.-Relation	Quadrat der Körperlänge: Zellfläche	Quadrat der Körperlänge: Kernfläche	Kernoberfläche	Zellvolumen: Kernoberfläche	Zelloberfläche: Kernvolumen
7. VII. 15	24	34	1080	20,6	0,9	0,019	0,045	13	100	54,3	19,8	68
4. VIII. 15	20	33	480	20,6	3,0	0,042	0,150	22	94	54,3	8,8	44
7. XI. 15	7,5	34	982	51,0	6,5	0,052	0,127	11	50	82,8	11,8	29
27. XII. 15	4	38	610	51,0	3,0	0,085	0,079	23	63	82,8	7,4	28

proportional der Temperatur. Die relative Zellgröße zeigt sehr unstete Variation, die sich jedoch ganz ungezwungen erklären läßt. Die Abnahme der relativen Zellgröße im August ist wohl auf Temperatureinfluß, der sich infolge der kurzen Generationszahl erst hier bemerkbar macht, zurückzuführen. Ungezwungen erklärt sich die darauf erfolgende Zunahme, denn infolge der viel niederen Temperatur im November werden relativ weniger jedoch größere Zellen gebildet. Eine andre Erklärung, die auch sonst oft auf der Hand liegt und wirklich, wie darauf abzielende Untersuchungen zeigen, richtig ist, kann für die Abnahme der relativen Zellgröße im Dezember gefunden werden. Während nämlich bisher die Tiere ziemlich gleiche Größe zeigten und auch im Herbst infolge Nachwirkung noch so kleine Tiere wie im Sommer zu finden sind, finden wir nun infolge der günstigen Existenzbedingungen in der kalten Jahreszeit eine starke Körpergrößenzunahme. Nun wissen wir aus früheren und später noch zu bestätigenden Tatsachen, daß die im Winter und Frühjahr lebenden, robusten und kräftigen Tiere relativ geringeres Darmvolumen zeigen als die Sommertiere, was sich unmittelbar daraus ergibt, daß infolge des geringen Umsatzes bei tiefer Temperatur auch eine relativ kleine Resorptionsfläche genügen kann, daher der Körper so lange relativ stärker als der Darm wächst, bis diesbezüglich ein stationäres Gleichgewicht hergestellt ist. Weil nun aber der Darm hier relativ kleiner ist, d. h. Hypertrophie des Körpers über ihn vorliegt, so ist klar, daß auch

bei absolut bedeutenderer Zellgröße im Winter trotzdem demgemäß die relative Zellgröße kleiner sein kann. Die allgemein festzustellende Tatsache, daß die relative Zellgröße der Temperatur umgekehrt proportional ist, gilt natürlich nur so lange als die Proportionen von Darm und Gesamtkörper nicht andre geworden sind.

Die übrigen Relationen bieten kein genügend klares Bild um näher auf sie einzugehen, denn eine vollständige Analyse ihres Verhaltens ist angesiehts der Menge der Milieufaktoren, die von Einfluß darauf sein können, aussiehtslos, sobald der Temperaturfaktor nicht rein zu erkennen ist.

Tabelle VI.

Darmepithelzellen (Stelle I) von *Daphnia longisp.* (Teich II).

Datum	Wassertemp. °C	Körperlänge	Zellvolumen	Kernvolumen	Nucleolusvol.	K./Pl.-Relation	N./K.-Relation	Quadrat der Körperlänge: Zellfläche	Quadrat der Körperlänge: Kernfläche	Kernoberfläche	Zellvolumen: Kernoberfläche	Zelloberfläche: Kernvolumen
2. IV. 15	8	40	1300	73,7	11,5	0,056	0,157	16,0	58	127	10,2	25
2. V. 15	17,5	31	2500	73,7	9,2	0,029	0,126	6	33	127	19,7	38
7. VII. 15	24	25	1300	27,6	3,0	0,022	0,113	7,2	52	67,8	19,4	69
7. XI. 15	7,5	29	1200	73,7	8,2	0,061	0,112	8,4	31	127	9,4	25

Bei der Besprechung von Teich II (Tab. VI, Fig. 20—23, Taf. I) möchte ich gleich eingangs bemerken, daß hier im Frühjahr ein typischer Fall für den im vorstehenden besprochenen Einfluß der Körperhypertrophie über den Darm bei günstiger Existenzbedingung auf die relative Zellgröße vorliegt. Die Exemplare im April waren extrem und selten große Tiere, zur Untersuchung gelangten jedoch nur mittelgroße Exemplare, um den Einfluß des Alters nach Möglichkeit auszuschalten. Als Resultat ergibt sich, daß die relative Zellgröße sehr gering ist, da eben der Darm, wie früher ausgeführt, bei solchen luxurierenden Formen (Lilljeborg) relativ kleiner ist als bei den Sommertieren. Denn die Zellgröße absolut betrachtet erweist sich natürlich gemäß der tiefen Temperatur als größer. Ganz kann allerdings der auffallende Umstand, daß die Tiere im folgenden Monat relativ und absolut größere Darmzellen besitzen, dadurch nicht erklärt werden, offenbar kommt doch noch der Einfluß der Generationszahl hinzu.

b) Daphnia pulex und var. obtusa.

Eine typische, robuste, mit relativ größeren Darmzellen versehene Tümpelform.

Ich will zunächst die einzelnen untersuchten Gewässer an der Hand der Tabellen und Abbildungen gesondert besprechen.

Tümpel I.

Tabelle VII. (Fig. 26—34, Taf. II.)

Darmepithel (Stelle IV) von *Daphnia pulex* var. *obtusa* (Tümpel I).

Datum	Wassertemp. °C	Körperlänge	Zellvolumen	Kernvolumen	Nucleolusvol.	K./Pl.-Relation	N./K.-Relation	Quadrat der Körperlänge: Zellfläche	Quadrat der Körperlänge: Kernfläche	Kernoberfläche	Zellvolumen: Kernoberfläche	Zelloberfläche: Kernvolumen
3. VI. 15	20	35	665	65,5	0,26	0,098	0,004	19	45	117	5,6	18
4. VIII. 15	22,5	38	353	20,6	0,52	0,058	0,025	32	114	54	6,5	39
7. X. 15	10	39	406	20,6	0,93	0,050	0,045	33	126	54	7,5	43
7. XI. 15	7,5		323	20,6	1,73	0.063	0,080			54	6,0	37
27. XII. 15	3	36	947	82,3	4,2	0,069	0,051	16	52	137	6,9	18

Untersucht wurden sowohl die Darmepithelzellen der Stelle I als die der Stelle IV an medianen Längsschnitten und Flächenschnitten.

Die relative Zell- und Kerngröße verhält sich bezüglich der Körpergröße wie gewöhnlich; beide fallen gegen den Sommer, letzte stärker, und umgekehrt verhalten sie sich gegen den Herbst. Die relative Zellgröße erweist sich im Winter als relativ bedeutender, was mit der tiefen Temperatur zusammenhängt. Die relative Nucleolengröße scheint im Sommer kleiner zu sein als im Herbst, was das allgemeine Verhalten darstellt.

Besonders deutlich ist das Verhalten der Zellvolum-Kernoberflächenrelation und der Zelloberflächen-Kernvolumenrelation. Erstere erweist sich als relativ konstant, da wie wir sahen die meist parallele Variation der Zellgrößenab- bzw. -zunahme und der Kernplasmarelationsab- bzw. -zunahme sich gegenseitig bezüglich dieser Relation kompensieren. Findet diese Koinzidenz nicht statt, so ist das wohl auf besondere, jedenfalls nicht temperaturbedingte Verhältnisse zurückzuführen. Die Zelloberflächen-Kernvolumrelation zeigt dementsprechend eine starke Variationsbreite, auf deren Bedeutung in Verbindung mit der Konstanz obiges Quotienten in physiologischer Beziehung schon früher hingewiesen wurde.

Tümpel II. — Im April finden sich robuste Exephippioweibchen. Die folgenden Generationen nehmen zunächst ziemlich rasch an Größe ab, um dann ziemlich konstant zu bleiben. Hier ist die Kernplasmarelation der Enddarmzellen (Stelle IV) größer als die des vordersten Darmteiles, was aufs neue die große Wichtigkeit einer scharfen Trennung der Darmabschnitte zu solchen Messungen beweist.

Tabelle VIII. (Fig. 35—38, Taf. II.)

Darmepithel (Stelle I) von *Daphnia pulex* var. *obtusa* (Tümpel II).

Datum	Wassertemp. °C	Körperlänge	Zellvolumen	Kernvolumen	Nucleolusvol.	K./Pl.-Relation	N./K.-Relation	Quadrat der Körperlänge: Zellfläche	Quadrat der Körperlänge: Kernfläche	Kernoberfläche	Zellvolumen: Kernoberfläche	Zelloberfläche: Kernvolumen
2. IV. 15	7,5	37	2197	150	17,1	0,068	0,114	8	33	204	10,7	21
3. VI. 15	20	32	1000	33,6	3,05	0,033	0,092	9	50	75	13,3	56
4. VIII. 15	22,5	33	613	20,6	0,52	0,033	0,021	16	96	54	11,3	66
7. XI. 15	7,5	32	856	38,8	5,58	0,045	0,149	11	60	82	10,3	43

Die Kernplasmarelation und Nucleolarkernrelation verhält sich in der typischen Weise. Die relative Zellgröße variiert der Temperatur umgekehrt proportional.

Bezüglich der Zellvolumen-Kernoberflächenrelation und der Zelloberflächen-Kernvolumrelation tritt hier ganz besonders klar und typisch die relativ hohe Konstanz der ersten Relation gegenüber der starken und gesetzmäßigen Variation der zweiten hervor. Während also pro Volumeinheit des Zellkörpers in hohem Maße unabhängig von äußeren Faktoren und dem Generationscyclus eine bestimmte Oberflächeneinheit des Kernes kommt, entfällt gemäß der veränderten Temperatur und damit Stoffwechselbedingungen im Sommer weit mehr Oberflächeneinheit des Zellkörpers pro Volumeinheit des Kernes. Im übrigen ist auf das früher Gesagte zu verweisen.

Tabelle IX. (Fig. 39—44, Taf. II.)

Darmepithel (Stelle I) von *Daphnia pulex typ.* (Tümpel III).

Datum	Wassertemp. °C	Körperlänge	Zellvolumen	Kernvolumen	Nucleolusvol.	K./Pl.-Relation	N./K.-Relation	Quadrat der Körperlänge: Zellfläche	Quadrat der Körperlänge: Kernfläche	Kernoberfläche	Zellvolumen: Kernoberfläche	Zelloberfläche: Kernvolumen
14. V. 14	—	40	1400	65,5	4,2	0,046	0,064	16	60	117,5	11,8	28
2. VIII. 14	—	40	636	14,1	0,26	0,022	0,018	26	166	42,3	15,0	79
30. X. 14	—	32	480	27,6	2,14	0,057	0,078	20	75	67,8	7,0	33
17. IX. 13	—	41	480	38,8	4,2	0,080	0,111	33	95	82,8	5,8	23

Tümpel III. — Hier liegt uns eine Rasse von *Daphnia pulex* vor, die im Frühjahr (Mai) aus den Ephippien kommend infolge der zunächst günstigen Existenzbedingungen kolossal an Größe und Menge zunimmt, so daß einerseits infolge der späteren starken sommerlichen Erwärmung, andrer-

seits infolge der starken Ansammlung von Stoffwechselprodukten und wohl starker Nahrungskonkurrenz außerordentliche Verkleinerung der Sommergenerationen stattfindet. Erst im Herbst findet dann wieder eine Größenzunahme statt, jedoch bald darauf ausgesprochene Depression der Kolonie, die sich oft in Gestaltdeformationen und in ganz sistierter Fortpflanzung äußert (siehe Langhans). Wenn also ein Einfluß äußerlich oder innerlich primär bedingter Depression auf die Kernplasmarelation der Darmzellen nachweisbar ist, so muß er hier besonders deutlich sein, denn in keinem andern der untersuchten Gewässer findet im Herbst so starke Degeneration statt, weil die auch sonst temperaturbedingte sommerliche Größenverkleinerung mit dem Sinken der Temperatur ebenso wieder zurückgeht. Im übrigen verweise ich auf die Arbeit von Papanicolau und über theoretische Auseinandersetzungen auf meine Arbeit im Archiv für Hydrobiologie.

Bezüglich der Kernplasmarelation zeigt sich, daß dieselbe im Frühjahr meist etwas geringer ist als im Herbst — der September 1913 kommt, da er einem andern Jahrescyclus angehört, hier direkt nicht in Betracht. Sollte das zeigen, daß eine Kernhypertrophie die Begleiterscheinung der durch äußere — teilweise auch innere — Faktoren gesetzten Depression ist? Da ich diese Fragen experimentell nicht studiert habe, so möchte ich hier nicht darauf eingehen, zumal später einwandfreiere Beweise für diese Ansicht beigebracht werden sollen. Übrigens hat schon Papanicolau anhangsweise in seiner Arbeit Daten und Zeichnungen veröffentlicht, die einwandfrei eine Zunahme der Kernplasmarelation mit der Zunahme der Generationsanzahl zeigen.

Während die relative Zellgröße zuerst gegen den Sommer wie gewöhnlich fällt, steigt sie zwar im Herbst wieder an, aber nicht mehr so stark. Worauf diese relativ geringere Zellgröße als sie auf Grund rein äußerer Temperaturverhältnisse erwartet werden muß, zurückzuführen ist, kann man nicht bestimmt sagen, offenbar handelt es sich um den Ausdruck der durch die vom Sommer nachwirkenden schädlichen Einflüsse gesetzten Abnahme der Vitalität[1]).

Besonders hervorgehoben zu werden verdient die starke relative und absolute Verkleinerung der Nucleolen im Sommer (Fig. 42), die so weit gehen kann, daß fast keine mehr nachweisbar sind. Da wir andrerseits von *Sida* her wissen und es sich auch an *Daphnia pulex* ergeben hat,

[1]) Man müßte bezüglich dieser als auch andrer Fragen experimentell vorgehen, wozu sich allerdings *Sida crystallina* wegen ihrer besonders großen und leicht zu messenden Darmzellen besonders eignen würde. Leider ist es unmöglich, gerade diese Art zu züchten, und es hebt schon Häcker hervor, daß es ihm nicht gelungen sei, diese Art längere Zeit in Aquarien zu halten. Vielleicht gelingt es doch einmal die Schwierigkeiten zu überwinden.

daß die N.-K.-Relation mit zunehmendem Alter und Körpergröße abnimmt, so ist die kleinere N.-K.-Relation bei den kleineren Sommertieren im Gegensatz zu den Frühjahrs- und Herbsttieren um so auffallender und zeigt ungemein deutlich den Temperatureinfluß. Auch konnte ich den Einfluß dieses Faktors an Experimenten an Amphibien über allen Zweifel erheben (Arch. f. Entwicklungsmech.).

Die Zellvolum-Kernoberflächenrelation, die im Frühjahr und Sommer konstant ist, zeigt durch ihr Sinken im Herbst die schon früher hervorgehobene merkwürdige Tatsache, daß obgleich die Temperatur gesunken ist, trotzdem im Herbst die relative Zellgröße nicht ansteigt; eine Ausnahme, die durch andre Faktoren bedingt ist, da sie unter günstigen Bedingungen nicht bemerkbar ist.

Tabelle X. (Fig. 45—48, Taf. II.)

Darmepithel (Stelle I) von *Daphnia pulex* (Tümpel IV).

Datum	Wassertemp. °C	Körperlänge	Zellvolumen	Kernvolumen	Nucleolusvol.	K./Pl.-Relation	N./K.-Relation	Quadrat der Körperlänge: Zellfläche	Quadrat der Körperlänge: Kernfläche	Kernoberfläche	Zellvolumen: Kernoberfläche	Zelloberfläche: Kernvolumen
2. IV. 15	5	35	1100	150	2,19	0,137	0,014	12	34	204	5,3	12
7. VII. 15	12,5	30	448	22,4	2,14	0,050	0,097	20	64	57,3	7,8	42
1. IX. 15	11,5	30	490	17,6	2,14	0,038	0,124	21	93	54,3	9,0	49
7. XI. 15	9,5	26	441	26,8	4,2	0,060	0,160	11	44	64,3	6,8	33

Tümpel IV. — Dieses Gewässer ist dadurch ausgezeichnet, daß es relativ klein und schattig gelegen ist, von einer Quelle gespeist wird, deren Wassertemperatur nicht stark mit der Jahreszeit variiert, sondern im Sommer relativ kalt, im Winter relativ warm ist. Dieses Gewässer bevölkern die Tiere in relativ konstanter Anzahl und ohne bedeutendere temporale Größenschwankungen das ganze Jahr hindurch. Da es des konstanten Zu- und Abflusses halber nicht zur Anhäufung von Stoffwechselprodukten kommen kann und auch die sonstigen Existenzbedingungen relativ konstant und günstig sind, so kann man im Herbst nicht ein Sinken der Vitalität und Eintreten einer Depression in morphologischen oder Fortpflanzungsverhältnissen bemerken.

Die Kernplasmarelation verhält sich entsprechend den eigenartigen Temperaturbedingungen. Denn die Wassertemperatur ist weit in das Frühjahr hinein infolge Kältenachwirkung vom Winter her sehr niedrig, andrerseits wirkt auch die Sommerwärme länger nach. Demgemäß sehen wir die K.-Pl.-Relation im Frühjahr, bei Beginn der Unter-

suchung, infolge der noch außerordentlich niederen Wassertemperatur sehr hohe Werte annehmen. Man hat selten Gelegenheit, Daphnien bei so niederer Temperatur in Freilandgewässern zu finden, was weniger am Einfluß der Temperatur an und für sich liegt, als vielmehr daran, daß jene Temperaturen in stagnierenden Gewässern gewöhnlichen Typs nur im Januar und Februar erreicht werden, wo fast immer die alten Generationen schon ausgestorben, die neuen Exephippioweibchen aber lange noch nicht aufgetreten sind. — Eine sehr starke Abnahme der K.-Pl.-Relation findet nun natürlich gegen den Hochsommer statt, sobald die Winterkälte des Quellzuflusses gebrochen ist. Diese Abnahme der Relation dauert natürlich noch an, nachdem die Lufttemperatur schon wieder im Sinken begriffen ist, da das Quellwasser eben erst gegen Ende des Sommers das Temperaturmaximum erreicht, bzw. erst hier die Daphnien lange genug der höheren Temperatur ausgesetzt gewesen waren. Gegen den November vollzieht sich dann außerordentlich langsam der Temperaturabfall und der Anstieg der Kernplasmarelation.

Die N.-K.-Relation zeigt von Anfang an progressives Ansteigen, was unsrer früher aufgestellten Regel nicht entspricht. Vielleicht handelt es sich um den Einfluß der Generationszahl, wie die Ergebnisse Papanicolaus wahrscheinlich machen.

Was die relative Zellgröße anbetrifft, so ist ungemein klar ihr der Temperatur umgekehrt proportionales Verhalten. Zu unsern andern zwei Relationen uns wendend, zeigt sich wieder, das schon so oft konstatierte Verhalten. Die Zellvolum-Kernoberflächenrelation ist in außerordentlich hohem Maße konstant, die Zelloberflächen-Kernvolumrelation unterliegt demgemäß starken Schwankungen (viermal so hoch im Sommer als im Winter). Das heißt, daß bei hoher Temperatur die auf die Volumeinheit des Kernes bezogene Zelloberfläche viel größer ist als bei tiefer Temperatur. Es scheint mir kein Zufall zu sein, daß in diesem und noch einigen andern früheren Fällen, bei denen im Laufe des Jahres die biologischen Existenzbedingungen ungemein konstant — mit Ausnahme der Temperatur — und günstig, also sicher nicht degenerationsauslösend waren, diese beiden Relationen das von uns allgemein für die Temperaturvariation als typisch postulierte Verhalten fast absolut rein zeigen. Es ist eben das ein Beweis dafür, daß bei Temperaturverschiebung die Zelloberflächen-Kernvolumrelation stark variiert — sich bei Erhöhung der Temperatur erhöht —, daß dagegen die Zellvolum-Kernoberflächenrelation konstant bleibt, was bei durch Temperatur gegebener Variation der Zellgröße durch das bekannte Verhalten der Kernplasmarelation in der Wärme bedingt ist.

Tritt Degeneration, wohl vorwiegend durch Stoffwechselprodukte aktiviert, ein, so bleiben bei sinkender Temperatur die Zellen relativ kleiner als zu erwarten ist, während die Kernplasmarelation das typische Verhalten zeigt, ja sich sogar relativ mehr vergrößert. Daraus resultiert dann das früher besprochene Verhalten unsrer zwei Relationen.

2) Verhalten der Darmepithelzellen während des individuellen Wachstums von Daphnia pulex und ein Vergleich mit den Verhältnissen bei Sida crystallina.

Von der *Daphnia pulex*-Kolonie aus Tümpel III wurden Mitte Mai — also bald nach dem ersten Auftreten der neuen Generationen — drei verschieden große Weibchen untersucht. Da ich leider nicht Gelegenheit fand, eine größere Anzahl jeder Körpergröße zu untersuchen und die relativ schwierigen Epithelverhältnisse die Mühe bezüglich feinerer Einzelheiten auch nicht gelohnt hätten, so gehe ich nur auf die relative Zell- und Kerngröße, die ganz eindeutige Resultate ergaben, näher ein. (Vgl. dazu die Fig. 39—41, Taf. II). Nachfolgende kleine Tabelle stellt die Resultate zusammen. Die Zahlen für die Körperlänge sind in Mikrometerwerten angegeben. Das kleinste Tier steht knapp vor der Geschlechtsreife, die zwei andern sind reife Exemplare, das größte von seltenen Dimensionen, wie sie nur im Frühjahr von den kräftigen Exephippioweibchen erreicht werden.

	Quadrat der Körperlänge:	
Körperlänge	Zellfläche	Kernfläche
67	26	80
46	21	77
32	10,2	42

Es zeigt sich, daß mit steigender Körpergröße die relative Zellgröße ständig abnimmt, und daß sich demgemäß auch die Kerngröße verhält. Erinnern wir uns nun der Verhältnisse bei *Sida*, wo wir fast Konstanz, ja sogar Zunahme mit dem Alter konstatieren konnten. Es sei nochmals betont, daß Zellteilungen schon auf sehr frühem Stadium der Embryonalentwicklung nicht mehr im Darmepithel stattfinden. Demgemäß sind wir berechtigt zu sagen, daß das gesamte Darmvolumen bzw. seine Oberfläche bei den von uns untersuchten Daphnien mit dem Alter (Wachstum) relativ abnimmt, während es bei *Sida* relativ konstant bleibt. Sind die inneren Wachstumsbedingungen, die die Proportionen der Organe untereinander und zum Ganzen bestimmen, in beiden Fällen nicht dieselben? Ein so tiefgreifender physiologischer Unterschied darf angesichts der nahen Verwandtschaft nicht angenommen werden. Also können es nur äußere Faktoren sein, die diese Unterschiede bedingen,

und in der Tat zeigt sich auch für jeden, der mit der Cladocerenbiologie und der Theorie der Generationscyclen vertraut ist, leicht eine Erklärung, die allerdings, da sie entwicklungsphysiologischer und teilweise stoffwechselphysiologischer Natur ist, trotz ihres großen Interesses hier nicht in extenso ausgeführt werden kann.

Wir sahen gelegentlich der Temporalvariation, daß die luxuriierenden Frühjahrstiere gemäß den günstigen Existenzbedingungen — viel Nahrung, und wegen niederer Temperatur geringer Stoffumsatz — relativ mehr an Körpervolum als an Darmgröße zunehmen, d. h. der Körper wächst relativ stärker bezüglich des Darmkanales. Nun handelt es sich auch bei den zur Feststellung der individuellen Wachtumsprozesse verwendeten Tieren von *Daphnia pulex* um erste Frühjahrsexemplare. Ganz anders muß das Verhalten bei Sommer- und Spätsommertieren liegen. Gemäß der hohen Wassertemperatur kann der Körper nur proportional dem Darmrohre wachsen, da die Nahrung offenbar weniger reichlich als im Frühjahr ist, andrerseits der Stoffverbrauch und demgemäß Bedarf bei hoher Temperatur weit höher ist. Demgemäß sehen wir bei *Sida*, daß die untersuchten Exemplare, die aus dem Spätsommer stammen, proportional der Darmgrößenzunahme, ja vielleicht noch weniger wachsen. Das heißt aber, der Körper kann um so weniger stärker wachsen als der Darm, je größer der Stoffbedarf pro Volumeinheit desselben ist, es ist eben eine für bestimmte Umsatzbedingungen (Temperatur) gegebene feste Relation zwischen resorbierender Darmoberfläche und verbrauchendem Körpervolum nach Art eines Gleichgewichtszustandes festzustellen. Sind die Existenzbedingungen günstig, d. h. ist bei niederer Temperatur der Stoffverbrauch pro Körpervolumeinheit gering, so kann der Körper so lange relativ stärker wachsen als der Darm, bis sich ein Gleichgewicht zwischen möglicher Nahrungsaufnahme und Verbrauch hergestellt hat, was unter diesen Bedingungen eben einem relativ kleinen Darm entspricht. Da wir wissen, daß keine Zellteilungen in nachembryonaler Zeit mehr stattfinden, so sind diese Verhältnisse und Betrachtungen natürlich ohne weiteres auf die cytologischen Relationsresultate anzuwenden.

Ganz kurz und anhangsweise möchte ich noch auf das Verhalten der Ganglienzellen bzw. deren Kerne, da erstere nicht exakt meßbar sind, zurückkommen.

Körperlänge	Kernfläche	Quadrat der Körperlänge : Kernfläche
67	13,7 μ^2	327
46	7,3 μ^2	289
32	6,7 μ^2	152

Aus der Tabelle ist ersichtlich, daß bei Vervierfachung der Körpergröße nur eine Verdopplung der Größe der Ganglienzellen und ihrer Kerne stattfindet, also ganz ähnliche Verhältnisse wie bei der Altersgrößenzunahme von *Sida* vorliegen. Bezüglich weiterer Erörterungen sei auf das dort Gesagte verwiesen.

3) Temporale Variation der Ganglienzellen von Daphnia.

Bezüglich dieser Verhältnisse verweise ich auf nachstehende Zusammenfassung der Messungsergebnisse (Tabelle XI), die sich auf *Daphnia pulex* der verschiedenen Tümpel beziehen. Es ergibt sich daraus, daß die Kerngröße und demgemäß wohl auch die Zellgröße, diese allerdings in geringerem Maße, da ja der Kern stärker durch Temperatur gehemmt wird — wirkende Kernplasmarelation —, im Sommer relativ zur Körpergröße kleiner ist. Ob es auch hier zur Kompensation der Verkleinerung durch Vermehrung der Zellen kommt, oder ob tatsächlich die Gesamtganglienmasse in der Wärme auch relativ kleiner ist, muß speziellen, entwicklungsmechanischen Untersuchungen vorbehalten bleiben.

Tabelle XI.

Quadrate der Körperlängen: durch die Fläche der Kerne der Gehirnganglienzellen von *Daphnia pulex*.

Ort	2. IV.	2. V.	3. VI.	7. VII.	4. VIII.	1. IX.	7. X.	7. XI.	27. XII.
Tümpel I			95		162		209		86
» II	125		145		148			121	
» III		220			280		120		
» IV	120			310		225		85	

III. Bosmina longirostris O. F. M.

Zum Unterschiede von den andern untersuchten Cladoceren und wohl von den meisten Cladoceren überhaupt, ist es bei *Bosmina* dank ihrer Kleinheit und außerordentlichen Durchsichtigkeit, sowie der speziellen anatomisch-topographischen Verhältnisse des Darmes möglich, am lebenden Objekt oder noch besser bei Zusatz minimaler Mengen Essigsäure mit stärksten Immersionssystemen die Darmzellen, und zwar vom Ansatzpunkte des Oesophagus bis zur Darmbiegung am intakten Tiere zu beobachten bzw. zu messen. Dadurch ist es möglich, besonders die Untersuchungen über das Verhalten der Zell- und Kerngröße im Laufe der individuellen Entwicklung auf ein sehr großes Untersuchungsmaterial zu fundieren, was natürlich in dem Maße, wenn so kleine Objekte eingebettet und mikrotomiert werden sollten wie es bei andern Cladoceren notwendig ist,

praktisch nicht wohl ausführbar ist, will man nicht unverhältnismäßig viel Zeit und Mühe darauf verwenden. Demgemäß soll auch erst hier auf alle im vorausgehenden kurz berührten Probleme genauer eingegangen werden und auf Grund eines großen Beobachtungsmaterials in Verbindung mit früherer Feststellung an einer Lösung der Probleme gearbeitet werden.

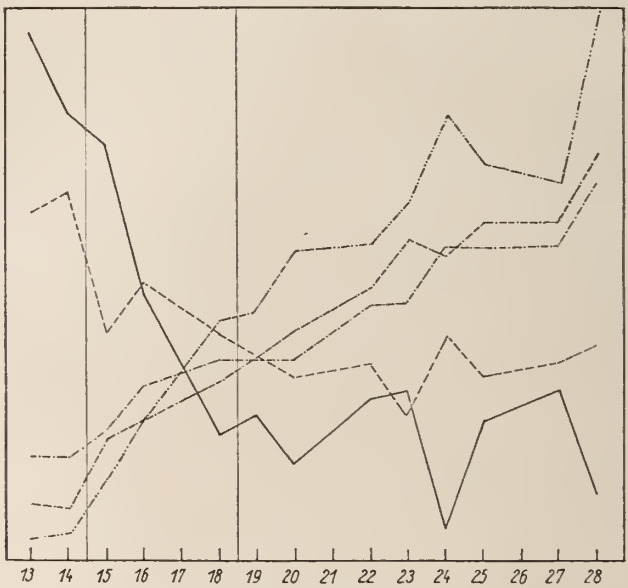


Fig. 2 (Kurventabelle I)[1].

27. August. — Kurven verschiedener Zell- und Kernmaße (Ordinate), ihre Variation bei verschiedener Körpergröße (Abscisse) zeigend.

——— K.-Pl.-Relation. — — — Nucleolar-Kernrelation. —·—·— Nucleolarfläche.
—··—··— Zellfläche. ——·——·—— Kernfläche.

Die Darmepithelzellen (Stelle I) wurden in der Flächenansicht bei 1000facher Vergrößerung (homog. Immers. $^1/_{12}$, Ocul. 4) mit Zeichenapparat gezeichnet, so daß die hierauf erfolgende Ausmessung mittels Millimetermaßstab die Zahlenwerte unmittelbar in μ ergab. Die Zellfläche wurde nicht von jeder einzelnen Zelle, sondern von der ganzen Darmstelle ermittelt und dann durch die Anzahl der Zellen dividiert, während die Messungsfehler ungeheuer herabgesetzt werden. Auf die Tabellen[2] wurde große Sorgfalt gelegt und auch zahlreiche beigegeben, damit so

[1] Die erste Vertikallinie bezeichnet die Körperlänge bei der Geburt, die zweite beim Eintritt der Geschlechtsreife.

[2] Alle Zahlen sind Mittelwerte aus vielen Messungen zahlreicher Tiere. Da die einzelnen Zelldimensionen proportionale Veränderung zeigen, genügt es, die Basalflächen zu vergleichen.

mühsame Untersuchungen wie die vorliegenden auch andern Forschern durch Zahlenmaterial für irgendwelche Problemstellung dienen können.

Es sei hier noch mit einigen allgemeinen Bemerkungen auf die biologischen Verhältnisse des untersuchten Gewässers eingegangen. Es handelt sich um einen kleinen, ziemlich seichten Teich mit wenig Wasserpflanzen und Lehmboden, wie er den Bosminen besonders zusagt. Die sommerliche Erwärmung ist bedeutend und auch der Planktonreichtum. Gleichzeitig sinkt infolge beginnender Austrocknung das Wasserniveau bedeutend, so daß die Tiefe schließlich nur mehr kaum $^1/_2$ m beträgt.

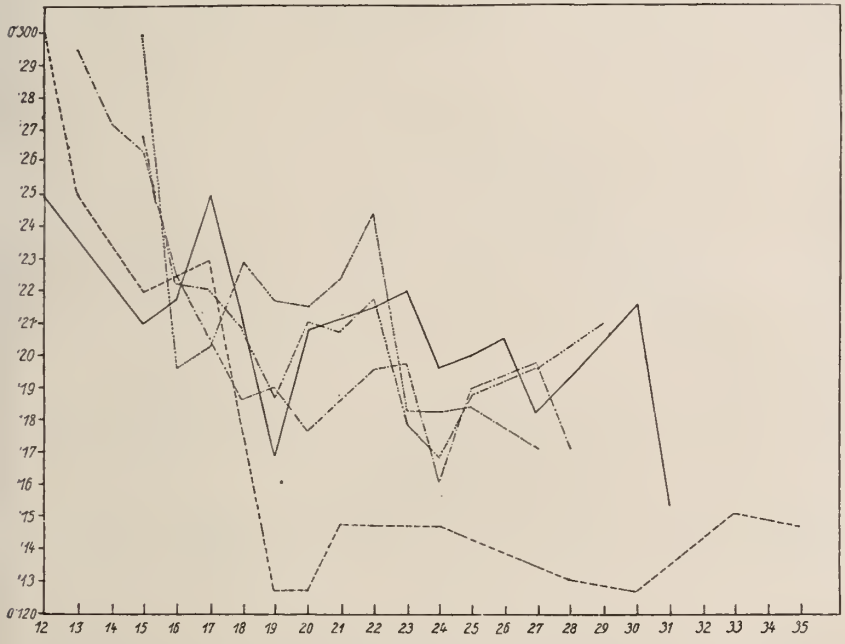


Fig. 3 (Kurventabelle II).

Kernplasmarelation der Darmzellen verschieden großer Individuen zu verschiedener Jahreszeit. Länge der Tiere (in Mikrometerteilen) als Abscisse.

------ 4. Juni 1916. ——— 30. Juli 1916. —·—·— 27. August 1916.
—··—··— 15. Septbr. 1916. ····· 27. Septbr. 1916.

Die Bosminen treten Mitte bis Ende April auf und vermehren sich nun so rasch, daß Mitte Juni bis Anfang Juli ungefähr das Frequenzmaximum erreicht ist. Die höchste mittlere Wassertemperatur fällt ungefähr Anfang bis Mitte Juli, jedoch waren auch Ende Mai ungewöhnlich warme Tage, so daß sich das schnelle Sinken der Kernplasmarelation im Juni erklärt. Leider besitze ich nicht genügend Wassertemperaturmessungen, so daß ich den Temperaturverlauf des Wassers in für unsre Zwecke genügend adäquater

Weise durch die Lufttemperaturen, wie sie am Grazer Universitätsinstitut für Meteorologie festgestellt wurden, ersetzen muß, was um so eher statthaft ist, als der Tümpel im Stadtgebiete liegt. (Vgl. die Kurventabelle IV.)

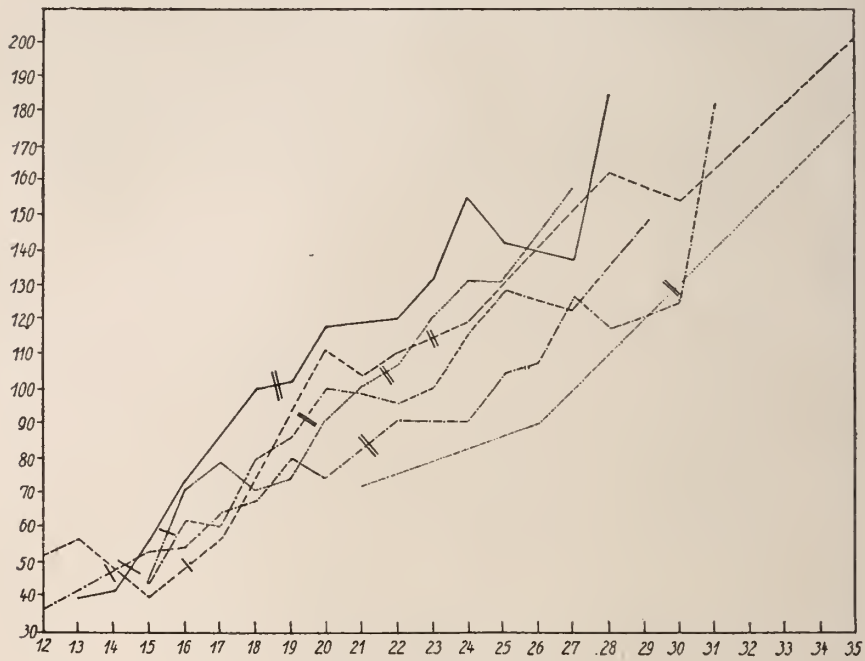


Fig. 4 (Kurventabelle III)[1].

Flächengröße der Darmzellen verschieden großer Individuen zu verschiedener Jahreszeit. Länge der Tiere (in Mikrometerwerten) als Abscisse. Fläche in μ^2.

..... Mai. — — — — Juni. —·—·— Juli. ——— 27. Aug.
——·——·—— 15. Septbr. ------ 27. Septbr.

Ende Juli sinkt infolge der durch das vorausgehende Organismenmaximum bedingten Anhäufung von Stoffwechselprodukten, relativem Nahrungsmangel und seichtem Wasserstand und dadurch bedingter starker Insolation und endlich wegen der sich meist nach einem ausgesprochenen Maximum einstellenden Erschöpfung die Individuenzahl außerordentlich, bleibt aber von Mitte Juli ab ziemlich konstant, bis endlich Ende September rascherer Abfall und Mitte Oktober Aussterben der Art erfolgt. Eine ausgesprochene, zirkumskripte Sexualperiode existiert nicht, es findet jedoch vom August bis September neben der mehr minder starken Parthenogenese Latenzeierproduktion statt.

[1]) Die einfachen Querstriche auf den Kurven bedeuten den Zeitpunkt der Geburt, die doppelten den Eintritt der Geschlechtsreife.

Im Laufe des Generationscyclus findet starke Körpergrößenabnahme statt, und zwar wie für Cladoceren typisch zuerst vom April bis Juni sehr stark, dann schwach, um etwa im August das Minimum zu erreichen. Mit Wiederherstellung günstigerer Lebensbedingungen — Abnahme der angehäuften Stoffwechselprodukte durch Zu- und Abfluß, kühlere Temperatur, geringere Nahrungskonkurrenz — findet dann später wieder geringe Größenzunahme statt, jedoch sind die Tiere nach der langen Generationsdauer und dem Einfluß der schädlichen Sommerfaktoren so weit geschwächt, daß es zu keiner einigermaßen stärkeren Körperzunahme im Laufe der Herbstgenerationen kommt. In gewissem Sinne ist also diese Cyclomorphose stark einseitig und irreversibel.

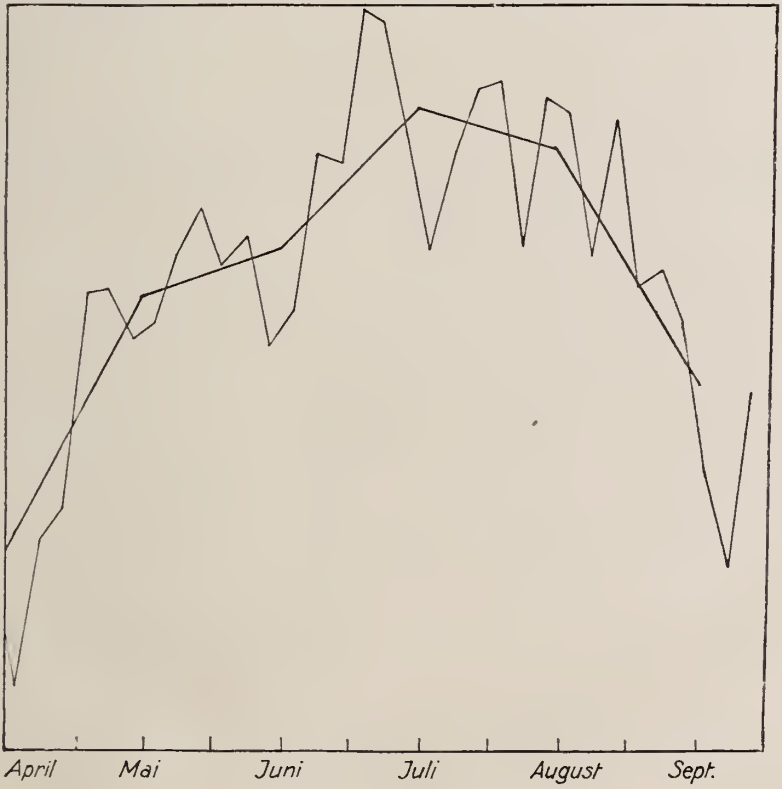


Fig. 5 (Kurventabelle IV).
Mittlere Lufttemperaturen, gemessen an dem K. K. meteorol. Institut der Univ. Graz.
Dünne Kurve: Mittel von je 5 Tagen. Dicke Kurve: Monatsmittel.

Ganz ähnliche Verhältnisse zeigen auch die morphologischen Veränderungen der Tastantennen, die ebenfalls in stark einseitiger und irreversibler Weise sich vom Frühjahr bis zum Herbst verändern.

Ich betone also nochmals, daß die geringe Größen- und Formreversibilität im Herbst trotz erneuter günstigerer Bedingungen darauf zurückzuführen ist, daß im Laufe der Generationen mannigfache schädigende Einflüsse eingewirkt haben, die verbunden mit der durch fortgesetzte Parthenogenese bedingten physiologischen Depression die geringere Vitalität der Herbst- und Spätsommertiere bedingen[1]).

1) **Verhalten der Darmepithelzellen beim individuellen Größenwachstum von Bosmina** (Fig. 52—54, Taf. III).

Da ich Messungen bezüglich des Verhaltens der Zell- und Kerngröße in der individuellen Wachstumsphase zu verschiedenen Jahreszeiten im Verlaufe des Generationscyclus angestellt habe, woraus auf temporale Unterschiede Schlüsse gezogen werden können, da aber andrerseits ein Vergleich der Wachstumsvorgänge zu verschiedenen Zeiten und unter verschiedenen Bedingungen auf das Problem des cytologisch bedingten Wachstums selbst Licht wirft, so ist es nicht möglich, beide Untersuchungsreihen streng zu trennen. Zunächst sollen allerdings die Hauptergebnisse getrennt behandelt werden, dann aber in ihren Beziehungen zueinander zusammenfassend analysiert werden.

Zunächst also die cytologischen Veränderungen beim individuellen Wachstum, wobei ich auf die Figuren auf Taf. III und insbesondere auf die beigegebenen Tabellen und Kurven verweise.

An der Hand der Kurventabelle I, die die Verhältnisse vom 27. August darstellt, ersehen wir, daß eine regelmäßige Zunahme der Zell- und Kerngröße stattfindet, so zwar, daß die Kerngröße relativ hinter der Zellgröße zurückbleibt, woraus sich eine stetige Abnahme der Kernplasmarelation ergibt (vgl. auch Kurventabelle II, III). Von den zwei vertikalen Linien in der Kurventabelle I gibt die erste die Größe der Tiere bei Beginn des freien Lebens, also gleich nach der Geburt, an, die zweite den Eintritt der Geschlechtsreife, als den ich den Zeitpunkt bezeichne, in dem zum erstenmal Eier im Brutraume sich vorfinden (dazu Tabelle XII, XIII).

Man sieht des weiteren, daß die Zell- und Kerngröße (Tabellen XII, XIII) bis zum Zeitpunkt der Geburt relativ wenig wächst, woraus sich ergibt, daß die relative Zell- und Kerngröße — bezogen auf die Körpergröße — sich vermindert; ganz ähnlich verhalten sich die achromatischen Nucleolen.

Der Eintritt der Geschlechtsreife äußert sich an den hier dargestellten Variablen nur in der Kernplasmarelation (Tabelle XIV und

[1]) Auf diese für das Verständnis cytologischer Verhältnisse wichtige Tatsachen kann hier nur hingewiesen werden, Genaueres siehe bei Hartmann (Literatur-Verz. 33).

Kurventabelle II), diese nimmt nämlich stark bis zu deren Eintritt ab, um dann nur mehr langsam bis zum Lebensende zu sinken, so daß also die unreifen und embryonalen Tiere eine weitaus größere Gesamtkernmasse besitzen als die geschlechtsreifen. Es fällt also der Eintritt der Geschlechtsreife und die Formierung der endgültigen Körperproportionen etwa mit der hauptsächlichen Einstellung der Kernplasmarelation zusammen, die sich in der Folge nunmehr weniger ändert.

Tabelle XII[1]).

Mittlere absolute Kernflächen in μ^2.

Körperlänge	Mai[2])	Juni	Juli	August	15. Sept.	27. Sept.
12		15,2	9,0			
13		14,4		11,9		
14				11,5		
15		9,0	11,2	15,1	11,5	12,9
16			11,8	16,2	13,3	13,2
17		12,9	16,0		12,9	16,1
18			14,4	18,4	16,4	16,0
19			13,7	19,6	16,0	16,0
20		15,2	15,0	21,2	23,0	19,3
21	13,7	15,2			20,4	21,1
22		16,8	19,3	23,5	20,5	26,0
23			14,4	26	19,6	21,1
24		17,6	17,6	25	17,2	24,1
25			21,6	27	27,2	24,6
26	21,1		22,0			
27			23,0	27	24,7	27,1
28		22	22,6	31		
29					32,3	
30		20,2	27,0			
31			29,1			
32						
33		23,3				
34						
35		30				

[1]) Die ersten horizontalen Querlinien in der Tabelle bedeuten den Zeitpunkt der Geburt, die zweiten den Eintritt der Geschlechtsreife. Das gilt für alle ähnlich eingerichteten Tabellen. Körperlänge in Mikrometerteilen.

[2]) Die genaueren Fangdaten siehe Tabelle XIX, S. 53.

Dadurch charakterisiert sich der erste Entwicklungsabschnitt bis zur Geschlechtsreife als embryonaler, mit starker einseitiger Gleichgewichtsverschiebung, der zweite jedoch mehr als postembryonale Volumzunahme und Altersperiode. Durch die hohe Kernplasmarelation in der ersten Periode zeigt sich außerdem eine Parallele zur Minotschen Alterstheorie.

Tabelle XIII.

Mittlere absolute Zellflächen in μ^2.

Körperlänge	Mai	Juni	Juli	August	15. Sept.	27. Sept.
12		52	36			
13		57		40		
14				42		
15		40	53	55	43	43
16			54	72	61	70
17		56	64		58	79
18			67	98	78	70
19			80	100	85	74
20		110	73	117	109	90
21	73	102			97	99
22		110	90	118	95	107
23			65	130	109	121
24		117	89	153	117	131
25			102	140	128	130
26	110		106			
27			124	135	122	157
28		160	115	182		
29					152	
30		152	123			
31			185			
32						
33		180				
34						
35	304	200				

Es dokumentiert sich so das Wachstum vor der Geschlechtsreife noch mehr als embryonales, das also, wie ich schon früher einmal bemerkte, mehr mit einseitiger Relations- und Gleichgewichtsverschiebung der Zellkomponenten — in unserm Falle Kern und Plasma — einhergeht, die auf ein neues Gleichgewicht hinauslaufen, das mit der Pubertät erreicht wird. Während das auch noch sehr starke Wachstum nach Erlangung der Geschlechtsreife nicht mehr mit dem Charakter des embryonalen,

also der einseitigen Relationsverschiebung und damit verbundener Differenzierung, behaftet ist, indem nunmehr weitgehender Parallelismus des Wachstums der Teile stattfindet, was ja übrigens nebenbei bemerkt auch in der Entwicklung der äußeren Körperformen — speziell auch bei *Bosmina* — sich bestätigt, die auch mit der Pubertät im wesentlichen fertig, später nur mehr proportionales Wachstum zeigen.

Tabelle XIV.

Mittlere Kernplasmarelation ($\times 10^3$).

Körperlänge	Mai	Juni	Juli	August	15. Sept.	27. Sept.
12		300	250			
13		250		295		
14				273		
15		220	211	265	267	300
16			219	226	240	197
17		230	250		222	203
18			214	188	210	228
19			171	193	188	217
20		130	210	180	211	215
21	187	150			208	223
22		150	216	198	217	243
23			221	200	181	183
24		150	198	163	147	182
25			202	192	212	183
26	190		207			
27			185	200	199	172
28		140	196	173		
29					212	
30		130	218			
31			157			
32						
33		155				
34						
35		150				
36	150					

Auf die so wesentliche und auch früher bei *Sida* schon hervorgehobene Abnahme der Kernplasmarelation im Laufe des Wachstums wird später noch eingegangen werden. Jedoch soll noch bemerkt werden, daß, insofern vom Embryo an über die präpuerperale und puerperale Zeit hinüber eine ständige Abnahme der Kernplasmarelation statt-

findet, die Wachstumsprozesse nach der Geschlechtsreife, die zum Alter führen, auch als ständige Fortsetzung von Prozessen aufgefaßt werden können, die bereits im Embryo begannen — wie das von verschiedenen Forschern, z. B. Mühlmann, Minot, betont wird. Der einsinnige Ablauf der Veränderung der Kernplasmarelation wäre so ein Ausdruck für die Einheit der progressiven Entwicklung, in der es nur ständige progressive Veränderungen gibt, die gleicherweise zur Erreichung des Zustandes der Geschlechtsreife wie dann weiter zum Tode führen.

Tabelle XV.

Mittlere Nucleolar-Kernrelation ($\times 10^3$).

Körperlänge	Mai	Juni	Juli	August	15. Sept.	27. Sept.
12		150				
13				121		
14				125		
15				100	86	173
16				109	139	169
17						160
18				100		166
19					113	122
20				93	97	116
21	160				101	141
22				95	93	98
23				88	98	115
24				100	132	140
25				94	103	117
26	150					
27				95	133	148
28				97		
29					131	
30						

In der Geschwindigkeit des progressiven Ablaufs jener Prozesse allein ist allerdings nach wie vor eine Einteilung in Perioden gegeben, woraus hervorgeht, daß die Prozesse des Alterns, das ist der persönlichen Entwicklung, gerade in der Jugend am raschesten vor sich gehen, ähnlich einer reversiblen, chemischen Reaktion, die gemäß dem Massenwirkungsgesetz mit zunehmender Anhäufung des Endproduktes langsamer verläuft und sich asymptotisch dem Werte Null nähert, was vielleicht nicht ein bloßes Gleichnis ist, wobei allerdings zu bedenken ist, daß der Entwicklungsvorgang ein nicht reversibler Vorgang ist.

Die Nucleolar-Kernrelation[1]) verhält sich ähnlich wie die Kernplasmarelation. Auch hier ist — was ziemlich allgemein verbreitet zu sein scheint — der Embryo durch relativ sehr große Nucleolen ausgezeichnet[2]).

Tabelle XVI.

Quadrate der Körperlänge : Zellfläche.

Körperlänge	Mai	Juni	Juli	August	15. Sept.	27. Sept.
12		2,7	4,0			
13		2,9		4,2		
14						
15		5,6	4,2	3,9	5,2	5,2
16			4,7	3,5	4,2	3,6
17		5,1	4,5		4,9	3,6
18			4,8	3,3	4,1	4,6
19			4,5	3,6	4,5	4,8
20		3,6	5,4	3,4	3,6	4,4
21	6,0	4,3			4,5	4,4
22		4,4	5,3	4,1	5,3	4,5
23				4,0	4,2	4,3
24			6,4	3,7	4,9	4,4
25		4,9	6,1	4,4	4,8	4,8
26	6,1		6,3			
27	6,5		5,8	5,4	5,8	4,6
28		4,7	6,7	4,3		
29					5,6	
30		5,9	7,3			
31			5,2			
32						
33		6,0				
34						
35	3,9					
36						

Mit dem Austritt aus dem Brutraum (Geburt), also mit Beginn der Darmverdauung, was vielleicht nicht ohne Bedeutung für die Beurteilung der Funktion der Nucleolen ist, findet eine sprunghafte Verkleinerung der relativen Größe statt, die nach dem Eintritt der Geschlechtsreife geringer wird. Hierauf bleibt die N.-K.-Relation relativ konstant und scheint erst im höchsten Alter geringe sekundäre Vermehrung zu erfahren, was mir in

[1]) Vgl. auch Kurventabelle I, S. 36.

[2]) Siehe auch die homologen Ergebnisse bei *Sida*, S. 14—15.

Anbetracht auch des Sinkens der Nucleolengröße mit Beginn der funktionellen Tätigkeit des Darmes darauf hinzuweisen scheint, daß in unserm Falle der Nucleolus in stark funktionierenden und voll vitalen Zellen abnimmt, womit sein relatives sekundäres Anwachsen bei ganz alten Tieren gemäß dem in hohem Alter herabgesetzten Stoffwechsel übereinstimmen würde. Endlich spricht in diesem Sinne auch die Abnahme der N.-K.-Relation bei Erhöhung der Wassertemperatur im Sommer und andrerseits die Beobachtungen Papanicolaus, der bei Tieren später Generationsfolge, also in der Zeit der Depression, besonders große Nucleolen findet. Genauer soll auf das Problem der Funktion und Bedeutung der achromatischen Nucleolen erst später eingegangen werden.

Die Zell- und Kerngröße bezogen auf die Körpergröße (Tabelle XVI). Während der Embryo auf den frühesten embryonalen Stadien einen relativ außerordentlich großen Darm bzw. Darmanlage besitzt, wächst im letzten Teile der embryonalen Entwicklung der Körper weit rascher, so daß also hier die Darmzellen relativ kleiner erscheinen. Nach der Geburt findet regelmäßig geringe weitere Abnahme statt, jedoch meist so, daß die Tiere vor der Reife sich deutlich mit ihrer relativ hohen Zellgröße von den geschlechtsreifen unterscheiden. Diese Abnahme der relativen Zellgröße dauert entweder bis zum höchsten Alter an oder wird nach der Erreichung der Geschlechtsreife sehr gering, so daß die relative Zellgröße hier nahezu konstant bleibt. Zu einer Zunahme, wie wir sie bei *Sida* beobachten, kommt es jedoch niemals. Bei *Daphnia pulex* konnten wir früher eine starke Abnahme mit zunehmender Körpergröße konstatieren. Die Unterschiede in dem Verhalten der Zellen im Körperwachstum erklärten wir aus den verschiedenen Klima- und Stoffwechselbedingungen, unter denen die jeweiligen Arten standen. Treffen nun meine dortigen Ausführungen zu, so müssen sie sich bei *Bosmina*, die über mehrere Monate untersucht wurde, bestätigen lassen. Tatsächlich zeigt sich, daß die Abnahme der relativen Zellgröße im Herbst (27. September, Tabelle XVI) viel geringer ist, ja daß es hier sogar nach Erlangung der Geschlechtsreife zur Konstanz kommen kann, daß jedoch im Juni und Juli die Abnahme sehr stark ist. Daß es sich hier in unserm Beispiel jedoch weniger um die Temperaturbedingungen als die allgemeine Depression der Tiere im Herbst als Ursache handelt, durch die die Wachstumsintensität des Körpers über den Darm leidet, scheint mir beachtenswert.

Das relative Kernvolumen zeigt das gleiche Verhalten und demgemäß auch die relative Nucleolengröße, da uns das Verhalten der N.-K.-Relation bekannt ist. Je älter der Organismus, desto geringer wird seine gesamte Kern- und Nucleolenmasse, desto mehr nimmt das Plasma zu.

Die Charaktere des Alters erweisen sich so umgekehrt als die der Jugend und Embryogenese beschaffen und werden selbst durch einseitige und progressive Entwicklung aus diesen gebildet. Eine Kernhypertrophie als Kennzeichen des Alters existiert nirgends, wohl aber vielleicht ein geringes, sekundäres Nucleolenwachstum im höchsten Alter, gemäß dem herabgesetzten Stoffwechsel.

Tabelle XVII.

Zellvolumen : Kernoberfläche.

Körperlänge	Mai	Juni	Juli	August	15. Sept.	27. Sept.
12		4,3	4,0			
13		5,0		3,6		
14				3,9		
15		3,7	5,6	4,7	4,1	3,6
16			5,6	6,4	6,5	7,2
17		5,5	5,4		5,0	7,3
18			6,3	9,4	7,3	6,1
19			8,2	8,8	8,2	6,7
20		12,8	6,6	10,1	8,3	7,4
21		11,6			8,2	7,7
22		11,7	7,4	9,3	7,6	7,2
23			6,1	10,0	9,9	10,3
24		12,1	8,1	12,8	12,1	10,6
25			8,9	10,3	9,2	10,1
26			8,7			
27			10,1	9,9	9,2	
28		11,0	9,0	13,2		
29					9,5	
30		15,8	8,6			
31			14,6			
32						
33		14,3				
34						
35		16,0				
36						

Die Zellvolum-Kernoberflächenrelation nimmt mit steigender Größe und Alter fortwährend zu, und zwar verhält sich der Mittelwert jener Relation bei geschlechtsreifen Tieren zum Mittelwert bei unreifen wie etwa 1,5 : 1. Das heißt also, wenn wir diese Relation als intracelluläre Stoffwechselbedingung auffassen, die zwischen der Oberflächeneinheit des

Kernes und einem bestimmten Volum des Plasmas gegeben ist, daß diese bei jugendlichen Tieren im Mittel 1,5mal so günstig sind als bei den älteren und geschlechtsreifen. Also auch hier ganz analog mit der K.-Pl.-Relation ein Verhalten, das auf Abnahme der Vitalität und inneren Leistungsfähigkeit der Zellen mit wachsender Größe und Alter hindeutet.

Tabelle XVIII.

Zelloberfläche : Kernvolumen.

Körperlänge	Mai	Juni	Juli	August	15. Sept.	27. Sept.
12		1,7	2,5			
13		1,9		1,9		
14				2,0		
15		1,9	2,5	1,9	2,0	1,7
16			2,6	2,1	2,8	2,6
17		2,3	1,8		2,3	2,3
18			2,3	2,5	2,3	2,0
19			2,7	2,2	2,5	2,2
20		3,6	2,1	2,2	1,8	2,0
21	2,7	3,0			2,1	1,8
22		3,0	2,0	2,0	2,1	1,5
23			2,3	2,0	2,4	2,2
24		3,0	2,3	2,3	3,0	2,1
25			2,3	1,9	1,8	2,0
26	2,4		2,0			
27			2,1	1,7	1,3	2,1
28		2,9	2,0	1,9	1,6	
29						
30		3,4	1,7			
31						
32						
33		2,3				
34						
35		2,2				
36						

Die Zelloberflächen-Kernvolumrelation (Tabelle XVIII) erweist sich als weitgehend konstant. Bei zunehmender Zellgröße, wie sie im Wachstum stattfindet, müßte eine Abnahme dieser Relation erfolgen, was eine Herabsetzung der auf das Kernvolumen bezogenen Zelloberfläche — also eine Verschlechterung der Systembedingungen des extracellulären Stoffwechsels — bedeuten würde. Das Verhalten beider Relationen bei

proportionalem Anwachsen von Kern und Plasma deutet also auf eine allgemeine Verschlechterung der Stoffwechselbedingungen intracellulär und nach außen hin. Nun findet aber relativ geringeres Kernwachstum statt und demgemäß muß eine der beiden Relationen, und zwar die Zelloberflächen-Kernvolumrelation, konstant bleiben bzw. sich diesem Zustand annähern, während die andre so variieren muß, daß sie noch schlechtere Systembedingungen ergibt als bei proportionalem Kern- und Plasmawachstum.

Die Konstanz dieser einen Relation zeigt aber die große Bedeutung der extracellulären Beziehungen, zu deren Gunsten und mit Verschlechterung der intracellulären die Disproportionalität des Kern- und Plasmawachstums im Laufe des individuellen Wachstums stattfindet. Eben jene besondere Verschlechterung einer Relationsbedingung, die die notwendige Folge des Größenwachstums einer Zelle ist, ja seine Bedingung darstellt, insofern eben erst so erneutes Weiterwachsen stattfinden kann, ist aber doch zugleich bei weiterem und weiterem Wachstum das Hemmnis von diesem selbst. So finden wir hier, wie früher schon angedeutet und wie oft noch zu beobachten, daß Vorgänge und Gleichgewichtseinstellungen, die ein Geschehen begleiten und ermöglichen, später selbst oder besser dadurch, daß weitere physiologische Einstellung eines neuen Gleichgewichtes mathematisch nicht möglich ist, ein indirektes Hemmnis dieses progressiven Prozesses selbst werden. Der Abschluß morphogenetischer Vorgänge und überhaupt der Entwicklung ist wohl zum größten Teil in solcher Weise zustande gekommen zu denken. Natürlich nicht in dem [illegible] dieser Relationsbedingungen, die eben enge an cytotypisches Wachstum, insofern es hier mit Altern und Tod identisch ist, in ihrer Geltung gebunden sind. Die große Bedeutung reiner Relationen bei Analyse von cytodurch Wachstum bedingtem Alter und Entwicklung ist eben [illegible] gegeben, daß sie die Notwendigkeit der Umregulierung der relativen Systemverhältnisse der Masse nach mit zunehmend[illegible]l- und Körperwachstum klar machen und veranschaulich[illegible] eine Notwendigkeit, die aus der Kernplasmarelation, sei es als Volum[illegible] Oberflächenquotient a priori niemals abgeleitet werden kann. Nicht zu[illegible]t ist es aber die Gunst der Objekte, die es gestattet, Zell- und K[illegible]wachstum, Zell- und Individuenaltern und Tod unmittelbar im Zusa[illegible]hange zu betrachten, und es wäre außerordentlich lohnend, noch näh[illegible]d weiter darauf hier einzugehen.

Es muß doch in diesem Zusammenhange noch auf eines hingewiesen werden, nämlich, daß dieses Zurückbleiben des Kernes im Wachstum hinter dem Plasma, wodurch die eine unsrer beiden Relationen konstant bleibt, wobei jedoch schließlich durch allzu starke Verschlechterung der

andern und der Kernplasmarelation Sistierung des Wachstums folgen muß, vollkommen mit der Kernplasmaspannung (also der Plasmahypertrophie über den Kern zwischen zwei Teilungen) von Hertwig homolog ist. Hier — bei den Protozoen und teilungsfähigen Metazoenzellen — sind die neuen Gleichgewichte, die durch keine Relationsverschiebung mehr erreichbar neues Wachstum ermöglichen, durch die Teilung erreichbar, in unserm Falle aber ist die ab initio bestehende Unfähigkeit zur Teilung der Grund des Aufhörens von Wachstum und die Bedingung des Todes. Denn das rein cellulare Wachstum muß mit einem gewissen äußersten Wert der Verschiebung endocellularer Gleichgewichtszustände sein Ende erreichen, das ist die Kernplasmaspannung; neue Substanzzunahme — und diese muß mit Rubner als letztes Lebensprinzip bezeichnet werden, demnach seine Behinderung früher oder später zum Tode führen muß — wäre nur durch die, durch Teilung zu realisierenden Bedingungen möglich, denn die Teilung ist die einzige Form der Gleichgewichtseinstellung bzw. -umregulierung, die nach Erreichung einer gewissen Größe der lebenden Substanz weiteres Leben, das ist weitere Substanzzunahme, ermöglicht.

2) Temporale Variation der Darmepithelzellen von Bosmina (vgl. dazu Tabelle XII—XVIII, Fig. 53, 55, 59, Taf. III).

Wie ich schon eingangs bemerkte, ist die Temporalvariation von *Bosmina* in unserm Falle besonders stark ausgesprochen irreversibel, was die Körpergröße und Gestalt anlangt, und daher nicht allerseits auf Temperaturwirkung zurückzuführen, sondern nur durch den einseitigen Ablauf des Generationscyclus, der von Dauerei zu Dauerei verläuft, zu erklären. Demgemäß ergeben sich, wenn wir den Temperatureinfluß zunächst als in seinen direkten Wirkungen auf die Zell- und Kerngröße bekannt voraussetzen, verschiedene Fragen, deren Beantwortung ganz besondere Bedeutung für die verschiedenen Probleme haben muß.

Da die Geschlechtsperiode wie oft so auch hier nicht ans Ende des Cyclus fällt, indem noch nach der sexuellen Fortpflanzung erneut Parthenogenese eintritt, so fragt sich, ob unabhängig vom Gesamtablauf des Cyclus die Geschlechtsgeneration cytologisch durch irgendein Verhalten ausgezeichnet ist, wobei natürlich an unsre verschiedenen Relationsbeziehungen zu denken ist.

Daß der Eintritt der geschlechtlichen Fortpflanzung nicht notwendig ans Ende des Cyclus fallen muß, d. h. nicht mit dem völligen Aussterben der Art infolge der durch die langdauernde Parthenogenese geschwächten Vitalität, zeigt, daß die Prozesse der Vitalitätsabnahme und überhaupt die Veränderungen, die im Laufe der Generationen auftreten,

nicht in eindeutiger Weise mit der geschlechtlichen Fortpflanzung verknüpft sind, sondern in gewissem — allerdings nur gewissem Sinne — unabhängig davon verlaufen können, aber nicht müssen. Denn in den Fällen, wo die geschlechtliche Fortpflanzung mitten hinein in den Cyclus fällt, kann es sich zwar ganz gut — bei den di- und polycyclischen Arten — um einen innerlich bedingten Rhythmus handeln, und in diesem Sinne ist obige Ausführung auch hauptsächlich gemeint, es kann sich jedoch — besonders bei monocyclischen Arten — beim Eintritt der geschlechtlichen Fortpflanzung zunächst nur um vorübergehende Einwirkungen äußerer Faktoren handeln, nach deren Aufhören die Parthenogenese neu einsetzen würde, um erst endlich der völligen Degeneration und Depression Platz zu machen, die zum Aussterben führt. Das Tatsächliche obiger Fragestellung aber bleibt unberührt.

Es fragt sich, ob als Folge langandauernder Parthenogenese unabhängig von Geschlechtsgenerationen sich cytologisch faßbare Veränderungen selbst in den Somazellen[1]) bemerkbar machen, von denen natürlich der völlig einseitige, nicht reversible — wiewohl natürlich durch äußere Faktoren sekundär modifizierbare — Ablauf von der Exephippiogeneration (im Frühjahr) bis zum Aussterben des Cyclus im Herbst gefordert werden müßte. Die Veränderungen, die als Folge der sexuellen Fortpflanzung (vgl. das oben Gesagte) stattfinden, können — bei poly- und dicyclischen Arten — mehr Perioden und Kurvengipfel aufweisen, während die Veränderungen, die im Zusammenhang mit der zunehmenden Generationszahl per se stehen, nur einsinnig von Anfang bis Ende des Cyclus verlaufen können. Ob eine so scharfe Trennung richtig ist, kann bezweifelt werden; daß sie einseitig ist, ist sicher, jedoch ist gerade darin ein Punkt für scharfe Scheidung und Fragestellung gegeben.

Als letzte Frage taucht endlich das Problem auf: Ist eine bestimmte Kernplasmarelation oder sonst ein Quotient oder Charakter an ein bestimmtes Größenstadium, sei es der Zellen oder des Ganzen, gebunden, so daß mit der Größenreduktion durch äußere Faktoren eo ipso verschiedene Kernplasmarelation als Mittel eines Entwicklungsabschnittes resultiere, oder ist vielleicht andrerseits eine bestimmte K.-Pl.-Relation usw. an ein bestimmtes Entwicklungsstadium, z. B. an Geburt, Geschlechtsreife, gebunden, wobei dann natürlich die Kernplasmarelation, vergliche man nur Tiere obengenannter Stadien, wiewohl sie ganz verschiedener Größe zu verschiedenen Jahreszeiten sind, dieselbe in den

[1]) Den Einfluß der Generationszahl auf die ♀ Geschlechtszellen und den Prozeß der Eibildung hat Grunewald untersucht.

einzelnen Monaten wäre. Den beiden steht die wahrscheinlichere Möglichkeit entgegen, daß unter verschiedenen äußeren Bedingungen keine bestimmte Kernplasmarelation an ein Größen- oder Entwicklungsstadium gebunden ist, sondern daß diese Relation eine restlose Variable äußerer Bedingungen ist, wobei natürlich ihre absoluten Werte auf verschiedenen Entwicklungsstadien bei derselben Temperatur verschiedene sind, wie wir früher sahen.

Also vier Fragen sind es, die analysiert werden müssen.

1. Einfluß äußerer Faktoren.

2. Wie äußert sich der Eintritt der sexuellen Fortpflanzung in cytologischer Beziehung?

3. Wie äußert sich cytologisch fortgesetzte Parthenogenese?

4. Ist eine bestimmte Körpergröße oder ein Entwicklungsstadium unabhängig von äußeren Faktoren durch bestimmte cytologische Verhältnisse (K.-Pl.-Relation usw.) charakterisiert und kommt demgemäß der Einfluß der äußeren Faktoren auf jene Verhältnisse nur scheinbar und dadurch zustande, daß die Erreichung jenes Größen- bzw. Entwicklungsstadiums selbst hinsichtlich der Gesamtentwicklung verschoben würde (z. B. Frühreife usw.), oder ist das, wie a priori wahrscheinlich, nicht der Fall?

Da die äußeren morphologischen Veränderungen ganz vorwiegend den Einfluß fortgesetzter Parthenogenese und milieubedingter Degeneration zeigen, so werden wir auch die Zell- und Kernverhältnisse im wesentlichen mit jenen einsinnig ablaufend finden.

Folgende Tabelle XIX gibt zunächst eine Übersicht über die Temporalvariation (vgl. auch die Kurventabellen II, III), wobei natürlich nur Mittelwerte für die geschlechtsreifen Tiere aus zahlreichen Messungen gegeben werden. Die Zahlenwerte für die unreifen von der Geburt ab finden sich auf Tabelle XX (S. 61). Alle jene Veränderungen, die eingipflig und doppelseitig variabel sind, können nur auf äußere Veränderungen, besonders Temperatur, zurückgeführt werden.

Betrachten wir zunächst die geschlechtsreifen Exemplare (Taf. III, Fig. 53, 55—59). Die Körpergröße zeigt intensive Abnahme bis zum Minimum im August, hierauf geringe Zunahme. Diese Ab- und Zunahme wird demnach primär durch Temperatur- und Stoffwechselprodukte hervorgebracht, welch letztere besonders zur Zeit des Maximums und in der nächsten Zeit nach demselben stark wachstumhemmend wirken, wie bekannt. Sinkende Temperatur und Abnahme der Wasserverunreinigung im Herbst wirken dann wieder vergrößernd auf die Körperlänge. Darin jedoch, daß diese Vergrößerung keineswegs pro-

Tabelle XIX.

Temporale Variation der Mittelwerte für die Darmepithelzellen geschlechtsreifer Tiere.

Fangdatum	Körperlänge	Zellvol.	Kernvol.	K.-Pl.-Rel.	N.-K.-Rel.	Zellvolumen: Kernoberfl.	Zelloberfläche: Kernvol.	Quadrat der Körperlänge: Zellfläche
4. V. 16	38	9589	435,0	0,045	0,090	23,0	2,5	3,9
5. VI. 16	29	1683	57,9	0,034	0,000	15,6	2,7	5,4
27. VII. 16	26	1000	44,5	0,044	0,000	9,4	2,1	6,8
25. VIII. 16	23	1330	65,6	0,049	0,094	11,3	2,0	4,1
15. IX. 16	24	1010	54,2	0,050	0,111	9,2	2,0	5,0
27. IX. 16	25	1180	64,9	0,055	0,123	9,5	2,0	4,5

portional dem Günstigerwerden der äußeren Faktoren verläuft, schließen wir mit Sicherheit auf eine Abnahme der Vitalität, die primär durch die langdauernde, depressionsbedingende Parthenogenese und dann durch die Nachwirkung der schädlichen Einflüsse im Sommer, die die Lebenskraft der Tiere dauernd im Laufe der Generationen herabsetzte, bedingt ist.

Ganz dasselbe gilt für die absolute Zellgröße (vgl. Kurventabelle III, S. 38), die sich im wesentlichen wie die Körpergröße verhält.

Auch die Kernplasmarelation (Tabelle XIV) zeigt das uns bekannte Verhalten mit steigender Temperatur. Daß jedoch ihr Minimum nicht mit dem Maximum der Temperatur zusammenfällt, zeigt, daß die Kerngröße offenbar rascher von der Temperatursteigerung beeinflußt wird als die Zellgröße, wofür auch meine Experimente an Amphibien sprechen, wobei natürlich nach dem Steigen der Temperatur im Juni zuerst der Kern relativ mehr abnehmen muß als die Zelle, und das wird deshalb noch sicherer, da ja die Zellgröße bei geänderter Temperatur im fertigen Organismus nicht mehr so schnell umgeordnet werden kann (siehe Hartmann, 34), da das auch Verkleinerung des ganzen Körpers nach sich ziehen würde, während die Kerngröße ohne weitere Folgen unmittelbar durch Temperatur modifizierbar ist (Hartmann, l. c.).

Außerdem kommt noch ein weiterer Faktor in Betracht, der eine Abnahme der Kernplasmarelation entsprechend der Temperatur mit zunehmender Generationszahl verhindert. Es handelt sich um die Depression, die, sei es als Folge von Stoffwechselprodukten oder als solche der Parthenogenese oder wohl als kombinierte Folge beider, zu einer Vergrößerung der Kernplasmarelation tendiert, bzw. sich cytologisch unzweifelhaft in einer solchen äußert. Daß fortschreitende Erhöhung der Generationszahl eine Erhöhung der Kernplasmarelation bedingt, ist von Papanicolau gezeigt worden, während Popoff an In-

fusorien nachgewiesen hat, daß auch die chemische Zusammensetzung des Kulturwassers auf die Korngröße von Einfluß ist. Und zwar sind es besonders solche Stoffe, die dadurch, daß sie als Stoffwechselprodukte irgendwelcher Art von den Organismen selbst abgeschieden werden, hemmend auf diese Abscheidung durch die Organismen selbst wirken (Herabsetzung der Konzentrationsdifferenz) und dadurch eine Störung der Stoffwechselprozesse, deren morphologischer Ausdruck eine Verschiebung der Kernplasmarelation darstellt, bewirken.

Die cytologische Analyse der im Laufe des Generationscyclus und der Temporalvariation auftretenden Veränderungen zeigt uns also neben dem Temperatureinfluß den Einfluß schädigender äußerer Faktoren (Chemismus) und die Wirkung anhaltender Parthenogenese, die dadurch noch verschärft wird. Wir haben also die Wirkung primär äußerer und innerer und sekundär innerer und primär äußerer (der Chemismus besonders, da er direkt degenerierend wirkt und die Wirkung der Parthenogenese im Sinne der Degeneration von Generation zu Generation unterstützt) Faktoren also ganz dieselbe komplexe Ursachenreihe, die wir auch für die an den äußeren Körperformen und die Größe und endlich die Vitalität und Fortpflanzungsintensität stattfindenden Veränderungen im Laufe der Temporalvariation verantwortlich machen.

Äußerst interessant sind die Nucleolenverhältnisse (vgl. auch Tabelle XV), da sie in Übereinstimmung mit dem bei der individuellen Entwicklung festgestellten, über ihre Bedeutung und Funktion überhaupt, zunächst aber über ihre Wachstums- und Existenzbedingungen Aufklärung bringen. Es zeigt sich, daß bei niederer Temperatur (September, Mai) in jeder Zelle ein relativ großer achromatischer Nucleolus anzutreffen ist, daß hingegen im Juni und Juli nur in den Zellen ganz junger Organismen deutliche vorhanden sind, während in denen älterer sie wegen ihrer Kleinheit nicht mehr exakt meßbar sind (Taf. III, Fig. 53, 55—59). Der Temperatureinfluß ist unverkennbar, zumal auch an Cladoceren experimentell eine Verkleinerung der Nucleolen mit Temperaturerhöhung stattfindet (siehe später). Daß das mit der Stoffwechselintensität in irgendeiner Weise zusammenhängen muß, wurde schon betont. Damit soll natürlich nicht gesagt sein, daß niederer Stoffwechsel der Zelle überhaupt für das Anwachsen der Nucleolen bzw. ihre Existenz maßgebend und kennzeichnend sei, denn es ist klar, daß wir diesen Zusammenhang von Stoffwechselintensität und Nucleolengröße nicht für Zellen verschiedener Beschaffenheit und Herkunft und differenter Funktion aufsuchen dürfen, sondern nur für die, sei es experimentell oder sonstwie, in derselben Zelle vor sich gehenden Änderungen der Funktionsintensität, wobei

natürlich auch hier solche Umwandlungsprozesse, die mit einseitiger Gleichgewichtsverschiebung verbunden sind (Eibildung), von der Betrachtungsweise zunächst ausgeschlossen sein müssen gemäß unsrer einleitenden Bemerkung, da ja die Art der Zellfunktionen und ganzen Systembedingungen bei derartigen morphogenetischen Umwandlungen andre werden.

Im Monat August, der sich, wie früher bemerkt, durch relativ viel zu hohe Kernplasmarelation auszeichnet, die wir durch Depression (siehe auch später) erklärt haben, ebenso wie im Anfang September finden sich jedoch der Wassertemperatur entsprechend viel zu große Nucleolen; demgemäß äußert sich auch hier der sich summierende Einfluß der langen Parthenogenese und der Einfluß schädlicher Stoffwechselbeziehungen, mit einem Wort die Depression in einer Nucleolenvergrößerung. Damit stehen die schon erwähnten experimentellen Befunde Papanicolaus im Einklang, der mit steigernder Generationenzahl — ceteris paribus — eine Vergrößerung auch der Nucleolen findet.

Sehr interessant ist das Verhalten der Zelloberflächen-Kernvolum- und der Zellvolum-Kernoberflächenrelation; gleichzeitig werden wir hier versuchen die Probleme des Alterns, d. h. des permanenten Zellwachstums und der Depression etwas näher in ihren cytologischen Parametern zu analysieren.

Als Charakteristik des Alters haben wir zunehmende Zellgröße (d. h. progressives Wachstum) und abnehmende Kern- und meist auch Nucleolengröße gefunden. Dadurch ist die Konstanz der Zelloberflächen-Kernvolumrelation bedingt, während die Zellvolum-Kernoberflächenrelation um so mehr verschoben wird, indem sich die intracellulären Stoffwechselbedingungen verschlechtern, also relativ mehr Protoplasma auf die Oberflächen- und natürlich auch Volumseinheit des Kernes entfällt. Zunahme des Protoplasmas über den Kern, für den Gesamtorganismus wie für die Zelle ist also charakteristisch für das Wachstum und Alter, es handelt sich hier im Gegensatz zur Depression um einen individuellen Prozeß aus rein inneren Ursachen, während die Depression, wenn sie plötzlich bei einem Individuum auftritt, entweder äußere Ursachen haben muß oder nur im Laufe einer Generationsfolge aus inneren Ursachen entstehen kann.

Cytologisch charakterisiert sich die Depression ganz allgemein, ob primär äußerlich oder innerlich veranlaßt, in einer Zunahme der Kernmasse, sowohl in der Zelle als auch im Gesamtorganismus, ebenso der Nucleolarmasse. Jene Relation, die die Beziehung zwischen Kernoberfläche und Zellvolum ausdrückt, also die intracellulären Stoffwechsel-

bedingungen, muß sich vom rein zahlenmäßigen Standpunkt aus verbessern, da die Zellgröße nicht beeinflußt wird, hingegen wird sich jene Relation, die die Beziehung des Kernvolums zur freien Austauschfläche der Zelloberfläche ausdrückt, stark verschlechtern. Beides zeigen unsre Tabellen über die Temporalvariation. Jedoch scheint mir diese Verschlechterung extracellulärer, also der Austauschbeziehungen wie sie durch unsre Relation dargestellt wird, nicht ganz zufällig, sondern experimentell insofern bestätigt, als es ja gelingt (Popoff), durch Erschwerung eben jener Austauschbeziehungen zur Außenwelt, eine typisch cytologisch sich äußernde Depression zustande zu bringen. In unserm Cyclus ist also der rein temperaturgemäß zu erwartende konstante Verlauf der Zellvolum-Kernoberflächenrelation durch den Einfluß der Degeneration und Depression verwischt bzw. nicht konstant gemacht, wogegen die Zelloberflächen-Kernvolumrelation — dieselbe Relation also, die in der individuellen Entwicklung nahezu vollkommen konstant bleibt — mehr einen konstanten Wert, wenigstens gegen das Ende des Cyclus, wo sich diese Faktoren besonders bemerkbar machen, annimmt.

Um endlich in diesem Zusammenhange noch auf eine sich cytologisch äußernde Depressionswirkung zurückzukommen, so finden wir, daß gemäß der geringen Körpergrößenzunahme im Herbst, die der Temperaturwirkung nicht entsprechend durch obigen Faktor bedingt ist, auch nur eine geringe Vergrößerung der Zellen sich bemerkbar macht. Depression — d. h. Schwächung der Vitalität, sei es aus äußeren oder inneren Ursachen — hemmt also die Assimilation, den Aufbau und das Wachstum lebender Substanz und bewirkt dadurch geringere Zellgröße, was in unserm Falle mit geringer Körpergröße identisch ist. Betrachten wir, zurückblickend auf unsre Tabelle XIX, nochmals den Verlauf der absoluten und relativen Zellgröße, so finden wir gerade im August, wo, wie wir schon sahen und noch sehen werden, die hauptsächlich milieubedingte Depression und Degeneration ihren Höhepunkt erreicht, eine sowohl relativ als absolut bedeutende Zellgröße. Das kann nur so erklärt werden, daß die auf frühen embryonalen Stadien stattfindenden Zellteilungen früher gehemmt werden und daß nun das Zellwachstum wenigstens einigermaßen für diesen Ausfall eintreten muß. Sowohl diese Hemmung der Zellteilung als auch die relativ und absolut bedeutendere Zellgröße in Depression befindlicher Zellen ist oft schon experimentell bestätigt worden, letzteres speziell für den Einfluß langdauernder Parthenogenese bei Cladoceren von Papanicolau. Also auch hier wie überall läßt sich die cytologische Temporalvariation relativ leicht trotz der hier vorliegenden Komplexität analysieren und in Übereinstimmung mit experimentellen Erfahrungen an Protozoen und Metazoen nachweisen.

Daß Alters- und Wachstumsveränderungen mit der Depression cytologisch nichts zu tun haben, ist demnach unbedingt anzuerkennen. Wachstum und Alter als Zunahme der Zell- und Körpergröße, Abnahme der Kernplasma- und Nucleolarkernrelation, Depression hingegen als Wachstums- und Teilungshemmnis für die Zelle und den Gesamtorganismus, charakterisiert durch Zunahme der Kernplasma- und Nucleolarkernrelation. Es ist jedoch jedenfalls auffällig, daß auf Grund dieser Charaktere junge und kleine Tiere einerseits und in Depression befindliche andrerseits und umgekehrt, offenbar als verwandt und cytologisch ähnlich charakterisiert erscheinen, denn beide haben z. B. hohe Kernplasmarelation und Nucleolusgröße und auch die übrigen Relationen, Zellvolum-Kernoberfläche und Zelloberflächen-Kernvolum, verhalten sich ganz identisch.

Obgleich nun diese charakteristische Parallele zwischen jungen Individuen der Ontogenese und den Tieren des Endes des Generationscyclus, also der Degeneration besteht, so ist doch sicher, daß wir beiden in den angegebenen cytologischen Werten homologen Bildungen eine grundverschiedene Bedeutung beimessen müssen, die eben beweist, daß rein durch Relationsmessung gefundene Gesetzmäßigkeit nur auf denselben Modus des Geschehensablaufes angewandt werden können, nicht aber auf quantitativ ganz andre Prozesse. Die Vorgänge der artbedingten Ontogenese, also des persönlichen Alterns, dürfen nicht mit den Prozessen, wie sie im Laufe der Generationen als Folgeerscheinungen verschiedener äußerer oder innerer Verhältnisse auftreten, physiologisch verwechselt werden. Erstere — die Frage des Alterns und der individuellen, typischen Entwicklung — ist das Problem Minots, und er hat recht, denn hohe Kernplasmarelation charakterisiert die Jugend, niedere das Alter; letztere das Problem Hertwigs, und auch er hat recht, denn hohe Kernplasmarelation ist charakteristisch für die Depression, und deren Überwindung ist begleitet von einer relativen Größenreduktion des Kernes. Trotzdem ist natürlich Jugend und Depression in keiner Weise dasselbe, denn Kernplasmarelation und Kernplasmarelation ist eben nicht dasselbe, die rein volumetrisch oder sonstwie gefundenen Quotienten und Werte sind nur ein Kennzeichen für Gleichgewichtseinstellungen innerhalb ein und desselben Geschehens derselben Gattung und nur dort für bestimmtes physiologisches Geschehen bzw. für einen bestimmten physiologischen Zustand charakteristisch. Eine Verallgemeinerung der Zuordnung von morphologischen Parametern zu bestimmten physiologischen Prozessen, wie sie hier als zutreffend erkannt ist, nun auf Geschehensprozesse ganz andrer Art und Größenordnung, um auch hier

mit den morphologischen Parametern dieselben physiologischen Zustandsänderungen wie früher verbunden zu denken, ist aber falsch. Wären Kern und Plasma Phasen in strengstem Sinne des Wortes und innerlich in ihrer Beschaffenheit gleichbleibend, wären also die physiologischen Zustandsänderungen des Gesamtsystems »Zelle« nur durch Veränderungen ihres quantitativen Volum- und Oberflächenverhältnisses jener Teile in allen Fällen bedingt bzw. dadurch charakterisiert, so wäre natürlich eine bestimmte derartige Relation ein für allemal unter was für Umständen immer der eindeutige Parameter physiologischen Geschehens und könnte als solcher verwertet werden. Nun ist das aber nicht der Fall, denn Kern und Plasma derselben Zellkategorie können unter qualitativ ganz verschiedenen Umständen nicht nur quantitative Umordnungen erfahren, sondern auch qualitative, indem sie selbst zu andern werden, dadurch haben jene damit verbundenen quantitativen Änderungen selbst eine andre Bedeutung bekommen, indem ihr Verhalten unter diesen Umständen nicht mehr mit ihrem Verhalten unter andern Umständen, wo sie qualitativ andre waren, zusammengeworfen und als Ausdruck identischen physiologischen Geschehens aufgefaßt werden darf. Daß wir überhaupt bei demselben Geschehensprozeß, z. B. dem Alter oder der Depression, auf Grund morphologischer Beziehungsrelationen von Kern und Plasma auf den Fortschritt und Ablauf physiologischen Geschehens schließen können, haben wir nur dem Umstand zu danken, daß die qualitativen Systemänderungen in solchen Geschehensprozessen derselben Art relativ geringfügige sind und demgemäß die quantitativen uns dieses Geschehen eindeutig zu analysieren gestatten.

Um unsern bisherigen Ausführungen eine konkretere Basis zu geben, möchte ich nur an die Art erinnern, wie von Popoff die Kernplasmarelationslehre auf die Geschehensprozesse bei der Eibildung angewendet worden sind. Mehr minder klar haben wohl die meisten gefühlt, daß hier etwas Unberechtigtes geschehe, wenn man die Eizelle schlechthin mit einem in Depression befindlichen Protozoon auf eine Linie stellte. Wenn in einer Protozoen- und auch Metazoenkolonie infolge langdauernder Teilung bzw. Parthenogenese oder schlechter Lebensbedingungen mit der Zeit eine Schädigung physiologisch-typischen Geschehens eintritt, als deren Parameter eine Verschiebung der Kernplasmarelation auftritt, so kann man unter der einigermaßen annähernden Annahme, daß die Depression ausschließlich durch die quantitative Verschiebung dieser Relation bedingt bzw. charakterisiert sei, wodurch dann erst der Stoffwechsel der Zelle als Ganzes quantitativ und qualitativ ein andrer werde, ein für allemal in ähnlichen Fällen in der Zunahme der Kernplasmarelation usw. einen

Fingerzeig für das physiologische Geschehen erblicken. Aber nur in analogen Fällen. Finden wir jedoch in der wachsenden Eizelle auffallende Vorgänge, während die übrigen Körperzellen nichts davon zeigen, und diese Vorgänge als bestimmte Anpassungs- und Differenzierungsprozesse für bestimmte Funktionen im Ganzen des Organismus (also organotypisch), — sind wir in diesem Falle berechtigt, die an ganz andersartigem Geschehen als Parameter physiologischer Zustände gewonnene Relationsbeziehungen mit derselben Deutung auch hier anzuwenden? Kann nicht die qualitative Beziehung zwischen Kern und Plasma, abgesehen davon, ob sie überhaupt mit der andern gleich ist, von Entwicklungsstadium zu Entwicklungsstadium der Eizelle, wo doch so tiefgreifende morphologische Strukturänderungen vor sich gehen, eine andre werden[1])? Damit ist aber zugleich gesagt, daß dann jene anderweitigen Erfahrungen, weil sie sich eben auf ganz andersartiges Geschehen beziehen, auf vorliegende Prozesse gar nicht a priori angewandt werden können. Denn sind jene Relationen zwischen Eikern und Plasma wirklich auch physiologisch dieselben wie bei andern Geschehensprozessen? Findet nicht, um einen andern Fall herauszugreifen, auch in funktionierenden Zellen eine vorübergehende Kernhypertrophie statt, die doch niemand mit der Kernhypertrophie der degenerierenden Protozoen auf eine Linie stellen wird? Und finden wir nicht, daß in unserm Falle jugendliche Zellen in vielen Relationscharakteren denen in tiefster Depression entsprechen, während alte Zellen gemäß dieser Kriterien als hochvital zu bezeichnen wären? Werden wir deshalb vielleicht die jugendlichen Zellen auch physiologisch — nicht einmal morphologisch gilt das einigermaßen — mit den in Depression befindlichen vergleichen? Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß die Kernplasmarelationslehre mit vielen widersprechenden und stark verschiedenen Prinzipien arbeitet, indem z. B. die Kernhypertrophie allzu verschiedenartig als Zeichen einer »Depression« aufgefaßt wird, während doch offenbar damit jenes Wort jede Bedeutung verliert, denn es ist dann nicht mehr physiologisch, sondern rein morphologisch gefaßt, denn es ist nur zu klar, daß zwischen »Depression« und »Depression«, insoweit sie sich durch Kernvergrößerung manifestiert, ein starker Unterschied besteht, ebenso wie ein großer Kern in verschiedenen Fällen ganz verschiedene Dignität haben und demgemäß die hohe bzw. niedere Kernplasmarelation ganz verschiedene physiologische Parameter besitzen kann.

[1]) Es sei daran erinnert, daß ganz ähnlich sich gelegentlich Buchner, Lubosch und in gewissem Sinne auch Gurwitsch gerade bezüglich der Eibildung geäußert haben.

Ich glaube, daß hiermit einer der Hauptgründe des Mißverständnisses in der Berechtigung der Anwendung und der Anwendungsweise derartiger Relationsbeziehungen der Zellbestandteile zueinander, wie sie hier dargelegt wurden, und insbesondere der Kernplasmarelation gegeben ist. Er liegt in der unberechtigten Verallgemeinerung auf verschiedenwertiges Geschehen, welche Verallgemeinerung allerdings in vielen Fällen alsbald durch physiologische Konsequenzen, die sich daraus ergeben, ad absurdum geführt wird. Natürlich gilt das Gesagte nicht nur für mathematisch darstellbare Relationen und Variable, die mit physiologischem Inhalt belebt werden, sondern für die physiologische Deutung von cytologischen Vorgängen überhaupt, wie insbesondere für die Vindizierung bestimmter Funktion und Bedeutung ganz allgemein an bestimmten Zellkomponenten in Geweben und Zellen ganz verschiedener morphogenetischer und funktioneller Bedeutung. Die hohe Brauchbarkeit, ja einzige Möglichkeit derartiger Zuordnung bestimmter morphologischer Kriterien an physiologische Geschehensprozesse derselben Art, zur Erforschung der Lebensprozesse der lebenden Substanz ist natürlich, aber eben nur jeweils für Vorgänge derselben Ordnung, anwendbar und fruchtbar.

Als Überblick über einige der wesentlichsten Ergebnisse möchte ich nur kurz die Beantwortung der Fragen, die wir uns eingangs dieses Kapitels stellten, versuchen.

Auf die Frage nach dem Einfluß der Temperatur ist zu antworten, daß dieser Faktor den Grundton im Ablauf der Geschehensprozesse spielt, in dem zwar stark verwischt und abgeschwächt von andern Faktoren die Zellgröße, Kernplasmarelation und relative Nucleolengröße, ebenso wie die Gesamtkörpergröße sich im allgemeinen umgekehrt proportional der Temperatur verhält. Dadurch jedoch, daß die Temperatur in Verbindung mit andern äußeren Faktoren (Chemismus, Nahrungsmangel usw.) die Vitalität der Generationen nachhaltig und stark herabsetzt, bringt sie den komplizierten Verlauf andrer Verhältnisse zustande, die zusammenfassend als Depression bezeichnet werden können.

Der Einfluß der sexuellen Fortpflanzung ist per se nicht rein zu erkennen, da eine Scheidung rein innerer — im Generationscyclus selbst gelegener — Faktoren (Generationscyclus im Sinne Weismanns) und äußerer Faktoren, die beschleunigend auf den Eintritt der geschlechtlichen Fortpflanzung einwirken, nicht gemacht werden kann. Sicher ist, daß im August beim Maximum der sexuellen Fortpflanzung sich starke Unterschiede in cytologischen Relationen von andern Zeitpunkten fest-

stellen lassen. Die Kernplasma- und Nucleolen-Kernrelation ist auffallend bedeutend, ebenso die relative Zellgröße, gleichzeitig erreicht die Körpergröße und Parthenogenese, die doch ein Zeichen höherer Vitalität sind, das Minimum. Daß diese Veränderungen mit der sexuellen Fortpflanzung enge verknüpft bzw. ihre Parameter in diesem Falle sind, ist sicher, zweifelhaft ist nur, ob der Eintritt der Amphimixis nur auf inneren oder äußeren Faktoren beruht. Wahrscheinlich ist mit Hinblick auf die experimentellen Forschungen über das Wesen des Generationscyclus natürlich das Zusammenwirken beider Faktoren, der inneren, generationszahlbedingten Depression und der äußeren Faktoren, die noch mehr degenerierend wirken (hohe Temperatur, niederer Wasserstand, starke Insolation, Stoffwechselprodukte, Nahrungsmangel usw.).

Der Einfluß langdauernder Parthenogenese, d. h. die Dauer des Generationscyclus äußert sich, wenn wir von der mitten in den Cyclus hineinfallenden geschlechtlichen Fortpflanzung absehen, in eine Zunahme von Kernplasmarelation und Nucleol-Kernrelation. In den regelmäßigen und einseitigen Verlauf der durch die Generationszahl nach Papanicolau oben angeführte Veränderungen der Zell- und Kerngröße bringt die Variation der Temperatur — die bei ihrem Steigen entgegengesetzte Veränderungen auslöst — und die äußerlich und innerlich verursachte Geschlechtsperiode Unregelmäßigkeiten. Diese kennzeichnen eben den früher besprochenen Einfluß jener andern Faktoren.

Was unsre vierte Frage anbetrifft, so können wir diese erst beantworten, wenn wir weitere Zahlentabellen studiert haben, und zwar jene Tabelle, die uns den Verlauf der Temporalvariation unreifer Tiere zeigt (Tabelle XX) und dann die Unterschiede (Quotienten), die zwischen den Messungsresultaten der jugendlichen und reifen Tiere in den einzelnen Monaten bestehen (Tabelle XXI, vgl. auch Tabelle XIX, XX).

Tabelle XX.

Temporale Variation der Mittelwerte für die Darmepithelzellen unreifer Tiere (von der Geburt an):

Fangdatum	Körperlänge	Zellvol.	Kernvol.	K.-Pl.-Rel.	N.-K.-Rel.	Zellvolumen: Kernoberfl.	Zelloberfläche: Kernvol.	Quadrat der Körperlänge: Zellfläche
4. V. 16	24	704	33,6	0,047	0,155	9,3	2,5	6,2
5. VI. 16	19	744	30,5	0,041		10,4	3,0	4,3
27. VII. 16	18	418	27,6	0,066		6,3	2,3	4,7
25. VIII. 16	16	530	33,4	0,063	0,103	6,8	2,2	3,6
15. IX. 16	17	424	26,7	0,062	0,112	6,2	2,4	5,2
27. IX. 16	19	576	37,6	0,065	0,144	7,0	2,1	5,9

Es fragt sich zunächst, welche Veränderungen in absolutem und relativen Sinn erleidet der Wachstums- und Altersprozeß in verschiedenen Generationen unter den temporal verschiedenen Bedingungen und in welcher Beziehung stehen diese Veränderungen zu den Erscheinungen der Degeneration und Depression.

Ich stelle zunächst einige Befunde zusammen, wobei ich auch die früheren Tabellen benutzen muß.

1. Die Körpergröße der neugeborenen Individuen ist von Juni bis September weitgehend konstant und nur im Mai stark verschieden. Offenbar steht sie in Beziehung zur Größe der ausgewachsenen Tiere und wie diese selbst in gewisser Beziehung zur Temperatur. Jedoch ist die Temperatur auch hier besonders bei ihrem Sinken im Herbst von geringem Einfluß, da die zunehmende Depression die Größe der Alten allzusehr und damit die der Jungen herabdrückt. Die relativ geringere Größenvariation der Neugeborenen gegenüber der Mutter ist darauf zurückzuführen, daß die Eizahl reguliert wird und so kleinere und schwächere Tiere, wie sie im Hochsommer vorliegen, trotzdem, da sie nur wenig — 1—2 — Embryonen ausbrüten, ziemlich ebenso große Junge haben als die Tiere im Juni.

2. Damit steht in Übereinstimmung, daß die Zellgröße der neugeborenen Tiere (Tabelle XVI) ziemlich unabhängig von Jahreszeit und Generationszahl ist. Ebenso verhält sich natürlich die relative Zellgröße.

3. Hingegen nimmt die Kernplasmarelation mehr zu, was jedenfalls auf den Einfluß der steigenden Generationszahl hinweist, der auf diesem frühen Stadium noch mehr ausschlaggebend ist als auf späteren, wo sich äußere Faktoren, besonders die Temperatur, bemerkbar machen (Tabelle XIX).

4. Der Eintritt der Geschlechtsreife wird bei hoher Temperatur bei geringerer Körpergröße erreicht als bei tiefer, im Herbst jedoch ebenfalls infolge der allgemein größenherabsetzenden Depression bei geringerer Körpergröße.

5. Da die Größe der ältesten Tiere, also die Maximalgröße, immer mehr abnimmt, durch den Einfluß der Temperatur zunächst, dann aber unter der Einwirkung der Depression auch nach Sinken der Temperatur noch weiter, so ergibt sich, daß die Körpergröße der unreifen Tiere mit fortschreitendem Cyclus einen immer größeren Betrag an der Gesamtgrößenreihe einnimmt, da die Geburtsgröße nahezu konstant ist und die Individuengröße bei Eintritt der Geschlechtsreife weniger variiert, ab- bzw. im Herbst zunimmt. Das kann man aus den in allen Tabellen eingetragenen Querstrichen, die den Eintritt der Geschlechtsreife und die Geburt markieren, erkennen.

6. Bezüglich des Verhaltens der übrigen Maße im Laufe der Individualentwicklung zu verschiedener Jahreszeit muß ich auf die Tabellen XII bis XVIII verweisen.

Betrachten wir nun die mittleren Maße für die unreifen Tiere zu verschiedener Jahreszeit und stellen wir sie denen für die geschlechtsreifen gegenüber, so ist klar, daß die unreifen Tiere durch äußere Faktoren viel weniger beeinflußt werden als die geschlechtsreifen, und daß auch die Depressionswirkungen in ihnen viel weniger zur Geltung kommen. Es sind also die ausgeprägten Depressionscharaktere, wie wir sie früher für die geschlechtsreifen Tiere betrachtet haben, und ebenso die Beeinflussung durch äußere Faktoren hauptsächlich erst bei den geschlechtsreifen Tieren im Laufe der individuellen Entwicklung zur Geltung gekommen. Und das zeigt sich auch bezüglich der Kernplasmarelation aus der Tabelle, wo auch besonders stark die temporalen Unterschiede der geschlechtsreifen Tiere hervortreten und demgemäß die Quotienten auf Tabelle XXI deutlich variieren.

Tabelle XXI.

Quotienten aus den jeweiligen Zahlenwerten für die geschlechtsreifen Tiere durch die Zahlenwerte für die unreifen Tiere (von der Geburt an):

Fangdatum	Körperlänge	Zellvol.	Kernvol.	K.-Pl.-Rel.	N.-K.-Rel.	Zellvolumen: Kernoberfl.	Zelloberfläche: Kernvol.	Quadrat der Körperlänge: Zellfläche
4. V. 16	1,58	13,6	12,9	0,95	0,58	2,4	1,0	0,63
5. VI. 16	1,52	2,2	1,9	0,83		1,5	0,9	1,2
27. VII. 16	1,44	2,3	1,5	0,66		1,5	0,9	1,4
25. VIII. 16	1,43	2,5	1,9	0,77	0,91	1,6	0,9	1,1
15. IX. 16	1,41	2,3	2,0	0,80	0,99	1,5	0,8	0,96
27. IX. 16	1,31	2,0	1,7	0,84	0,85	1,3	0,9	0,76

Man könnte demnach etwa folgende Theorie der Zunahme der Kernplasmarelation mit zunehmender Generationszahl entwerfen. Wenn eine bestimmte Kernplasmarelation an ein bestimmtes Entwicklungsstadium bzw. an eine bestimmte Größe gebunden ist — das wollen wir einmal annehmen —, so muß, wenn durch die Depression dieses Wachstum gehemmt wird, natürlich die mittlere Kernplasmarelation für die geschlechtsreifen Tiere dadurch zunehmen, da durch die Depression eben die Tiere gewissermaßen auf früheren Entwicklungsstadien, wo also höhere Kernplasmarelation herrscht, zurückgehalten werden. Daß nun diese Ansicht nicht stimmen kann, zeigt den Einfluß der Temperatur. Diese verkleinert nämlich einmal die mittlere Körpergröße, besonders der geschlechtsreifen

Exemplare, dann aber verkleinert sie auch die Kernplasmarelation. Würde nun die Verkleinerung der mittleren Körpergröße durch Temperaturerhöhung nur darauf beruhen, daß sie die Entwicklung auf einem früheren Stadium anhält, und ihr Einfluß auf die cytologischen Verhältnisse nur dadurch zu erklären sein, so müßte die Kernplasmarelation, da sie auf früheren Entwicklungsstadien ja größer ist, auch bei hoher Temperatur größer sein, was aber nicht der Fall ist. Außerdem aber müßten, falls die ganze cytologische Temporalvariation nur scheinbar auf Entwicklungs-, d. h. Wachstumsverlängerung bzw. -abkürzung beruhte, die Quotienten, die durch Division der Körpergröße (Quadrat der Länge) durch die Zellfläche bzw. Kern- und Nucleolenfläche, in den verschiedenen Jahreszeiten die gleichen Werte ergeben. Das ist nun, wie die Tabelle XXI zeigt, nicht der Fall, so daß also keine Rede davon sein kann, daß irgendwelche cytologische Größen und Größenrelationen in eindeutiger, von äußeren und inneren Bedingungen unabhängiger Weise bestimmten Entwicklungsstadien, sei es solchen der Größe oder solchen wie Geburt, Geschlechtsreife oder Tod, zugeordnet sind bzw. deren Parameter darstellen[1]). Das ist, wie unsre Untersuchungen über die individuellen Wachstumsprozesse lehren, nur unter gleichen äußeren und inneren Bedingungen verwirklicht.

Damit ist also auf Grund cytologischer Analyse jene falsche Ansicht, die zur Erklärung der Temporalvariation der Körpergröße der Planktonten aufgestellt wurde und die besagt, daß die Größenunterschiede unter verschiedenen Bedingungen nur auf Hemmung der Entwicklung, also auf Zurückhaltung auf früheren Stadien beruhten, widerlegt. Davon kann keine Rede sein, bei hoher Temperatur z. B. finden alle Entwicklungs- und Differenzierungsvorgänge, sofern nicht ihr spezifischer Ablauf beeinflußt ist, genau so statt wie in der Kälte, nur entsprechend rascher und sind, da gemäß der geringeren Zellgröße geringere Körpergröße vorliegt, an jeweils kleinere Körpergröße gebunden. Die geringere Körpergröße ist aber nicht als früheres Stadium aufzufassen, da es morphologisch vollkommen mit den größeren Stadien in der Kälte übereinstimmt.

Auf die Art aber, wie Alter und Depression, deren entgegengesetzter Verlauf in rein cytologisch-relationsstatistischer Hinsicht früher hervorgehoben wurde, im Laufe des Generationscyclus zusammenhängen, muß hier noch eingegangen werden.

Da das individuelle Wachstum und Altern mit einer Verkleinerung

[1]) Denn dann müßten die Zahlen auf gleicher Horizontalcolumne der Tabellen XII—XVIII dieselben sein!

der Kernplasmarelation, die Depression aber mit einer Vergrößerung einhergeht, so sind beide diesbezüglich scharf zu scheiden. Das Alter ist, wenn wir cytologische Gesichtspunkte zugrunde legen, nichts andres in unserm Falle als eine durch das Zellwachstum bewirkte steigende Relationsverschiebung in den Systembedingungen des Stoffwechsels der Zelle. Zuerst kann durch Umregulierung der Phasenverhältnisse weiteres Wachstum noch ermöglicht werden, endlich aber infolge der allzugroßen Abnahme der spezifischen Zelloberfläche und der ihrer Teile, und durch die langdauernde Funktion kommt es zur Wachstumssistierung. Diese aber und Alter sind, wie wir mit Rubner annehmen, identisch, denn Leben ohne Substanzzunahme kann nicht dauernd bestehen, und insofern ist der Tod eine unausbleibliche Folge jeder Entwicklung und jedes Wachstums, da dieses, sei es ein Wachstum der Zelle oder des Körpers, durch sich selbst einmal zum Stillstand kommen muß, wodurch dann der Tod nur mehr eine Frage der Zeit ist. Das Problem des Wachstums und Alterns ist demnach als normales und für das Leben überhaupt typisches aufzufassen.

Anders die Depression, die sich cytologisch vor allem in einer Wachstums- und Teilungshemmung und einer Zunahme der Kernplasmarelation äußert. Sie ist jedenfalls als pathologisch aufzufassen, pathologisch in diesem Sinne, als die Kernhypertrophie sich als Systemverschiebung dokumentiert, die nicht jedes Wachstum und jede Entwicklung im Sinne des individuellen kennzeichnet, sondern an bestimmte nicht eo ipso im Wesen dieser Vorgänge gelegenen Vorbedingungen geknüpft ist, die als bestimmte Folge von Anpassungs- oder Differenzierungsprozessen (z. B. Parthenogenese, funktionelle Depression) oder äußeren Einwirkungen auftritt. Mögen derartige als Depression sich kennzeichnende Vorgänge sich auch noch so häufig finden, so stellen sie doch nicht in dem Sinne ein allgemeingültiges und typisches mit dem Wesen des Lebens selbst untrennbar verbundenes Geschehen dar wie etwa die Prozesse des Wachstums, Alterns und Todes, obwohl natürlich echte Depression sehr wohl mit derartigen Vorgängen verbunden sein kann. Depression aber alles zu nennen, was irgendwie einen für die Vitalität kritischen Zustand kennzeichnet oder irgendwie mit herabgesetzter Stoffwechselintensität oder mit einem Stadium neuer Gleichgewichtseinstellung im normalen Entwicklungsprozesse zusammenhängt, scheint mir den Begriff der Depression vollständig in Luft zu verflüchtigen und ihn selbstverständlich nicht nur jeder Bedeutung für die cytologische Analyse — denn wie verschiedene relative Kerngrößen finden wir nicht z. B. bei Prozessen, die alle als Gleichgewichtsveränderungen oder ähnliches zu bezeichnen sind —, sondern auch jedes physiologischen Wertes zu entkleiden. Ich glaube,

daß dieser Fehler besonders von Popoff oft gemacht wurde, worüber früher schon gesprochen wurde.

Wir müssen also wohl sagen, daß die individuellen Wachstums- und Altersprozesse uns kein Verständnis für die im Verlauf des Cyclus auftretende zunehmende Depression, wie wir sie so eingehend bei *Bosmina* studierten, ermöglichen. Beides sind streng getrennte Prozesse und wir können demnach sagen, daß ein Organismus wächst und altert insofern er die sukzessiven einseitig und einsinnig verlaufenden Stadien der Ontogenese, der Entwicklung im weitesten Sinne durchläuft, daß hingegen eine Generation von Organismen oder ein einzelner insofern in Depression sich befindend anzusehen ist, als er vom Ei und Anfang seiner Entwicklung an gemäß den Schädigungen, die die vorausgehenden Generationen durch äußere oder durch im Cyclus selbst gelegene Ursachen erhalten haben, und endlich der ungünstigen Bedingungen, unter denen er selbst lebt, eine andre physiologische Beschaffenheit und Konstitution hat, die sich nun während des ganzen individuellen Wachstumsverlaufs bis zum Tode darin äußert, daß sie die nach dem cytologisch und physiologisch bekannten Grundschema des Wachstums und der Entwicklung ablaufende Ontogenese nun in bestimmter Weise modifiziert, wobei jedoch der Grundzug jener Wachstumsänderungen gewahrt bleibt. So kommt es zustande, daß im Laufe jedes individuellen Wachstums von *Bosmina* gleichgültig zu welcher Zeit und unter welchen inneren oder äußeren Bedingungen die Kernplasmarelation — um nur eine derartige Beziehung zu nennen — konstant abnimmt, daß aber sich die Depression gegebenenfalls darin äußert, daß eben die absoluten Werte dieser Relationen während ihrer Abänderung im Wachstumsprozeß andre sind.

IV. Experimentelle Befunde.

1) Einfluß des Chemismus auf die Darmepithelzellen von Bosmina.

Gelegentlich meiner Experimente im Frühjahr 1915, die zu dem Ergebnis führten, daß der Chemismus des Wohngewässers einen tiefgreifenden Einfluß auf die Gestalt von *Bosmina longirostris* ausübt, habe ich auch einige Beobachtungen über das Verhalten der Darmzellen dabei ausgeführt. Da es sich nur um nebenbei gemachte Feststellungen handelt, so will ich nicht genauer auf Grund von Zahlenmaterial darauf eingehen, sondern gebe nur die Fig. 59—62 auf Taf. III, die das Verhalten illustrieren

sollen. Man sieht daraus, daß ceteris paribus die Zell-, Kern- und Nucleolengröße und ihre gegenseitigen Relationen stark vom Chemismus des Wohngewässers abhängen. Besonders bemerkt muß noch werden, daß es sich um außerordentlich geringe Konzentrationen handelt, da nur unter diesen Bedingungen die Kolonien einige Zeit gezüchtet werden können. Es soll hier an analoge Ergebnisse Popoffs erinnert werden, der durch Chemikalieneinfluß typische Veränderungen der Kernplasmarelation zustande bringen konnte, was ja in Anbetracht des Umstandes, daß von vielen Forschern der Lebenscyclus von Protozoen stark durch chemische Faktoren beeinflußt werden konnte (z. B. Woodruff), nicht überraschend ist, da wir ja in cytologischen Verhältnissen (Kernplasmarelation) den Parameter zu physiologischem Geschehen (z. B. Depression) schon lange zu erblicken gewohnt sind. Leider hat gerade die experimentelle Analyse des Chemismuseinflusses auf cytologische Verhältnisse zu wenig Bearbeiter bisher gefunden[1]).

2) Einfluß der Temperatur.

Bezüglich der allgemeinen Fragen cytologischer Gleichgewichte habe ich zunächst die Frage nach der Schnelligkeit der Umregulierungsfähigkeit und der Möglichkeit einer solchen auch in ausgewachsenen Organismen mir vorgelegt und das im Archiv für Entwicklungsmechanik (im Druck) an Amphibien zu beantworten gesucht.

Hier soll nun von den Experimenten an Entomostraken, deren ich allerdings nur wenige gemacht habe, berichtet werden. Als Untersuchungsobjekt diente mir zunächst *Diaptomus Zachariae* P., und zwar gelangten die relativ großen Kerne der ersten und zweiten Antennen nach Totalfärbung mit Hämalaun zur Untersuchung. Es handelte sich um die Frage, ob auch ausgewachsene Organismen nachträglich durch Temperatureinflüsse verändert werden können. Dazu sind natürlich nicht Cladoceren verwendbar, da diese ja dauerndes Zell- und Körperwachstum zeigen.

Kulturdauer vom 20. April bis 15. Mai 1915. Wassertemperatur 24° C. bzw. 9° C.

Die erste und zweite Antenne und ihre Kerne wurden (allerdings nur die Endglieder) bei etwa 300facher Vergrößerung gezeichnet und diese Zeichnungen dann vermessen. Da es sich nur um so schwache Vergrößerungen handelt, so möchte ich auf die Resultate bezüglich der Korngröße kein allzu großes Gewicht legen.

---

[1]) Es muß weiteren Studien vorbehalten bleiben, den Einfluß des Chemismus auf das Darmepithel genauer zu studieren. Bezüglich der Beeinflussung der Gestalt vgl. Hartmann, Arch. f. Entwicklungsmech. XLII. 1916.

Es stellte sich nun heraus, daß die Kerne der Hypodermis in erwachsenen Tieren durch Temperaturextreme nicht mehr in ihrer Größe erkennbar beeinflußt werden können. Wohl aber werden sie in der Wärme zahlreicher, und man kann nicht selten Kernzerschnürungen, die mir amitotische zu sein scheinen, beobachten.

In einer andern Kulturserie wurden *Chydorus sphaericus* ♀ etwa drei Wochen lang bei verschiedener Temperatur (so wie früher) gezüchtet, wobei allerdings natürlich Heranwachsen einer neuen Generation erfolgte. Eine Messung der Hypodermiszellen der Schale zeigt, daß die Zellgröße in der typischen Weise durch Temperatur beeinflußt wird, wobei allerdings die Kernplasmarelation keine so deutliche Beeinflussung, desto mehr aber die relative Nucleolengröße, zeigt, wodurch experimentell früher aus statischen Daten abgeleitete Verhältnisse sich bestätigen. Die Kerne zeigen in der Wärme meist eine unregelmäßige Form, was vielleicht als Zeichen einer infolge des gesteigerten Stoffwechsels stattfindenden Oberflächenvergrößerung aufzufassen ist. Conklin (1912) konnte zeigen, daß sehr starke Temperatursteigerung (35—36°) die Oberflächenspannung des Kernes herabsetzt, wodurch seine Kontur undeutlich wird, weiters aber ist die notwendige Folge jeder Oberflächenspannungsherabsetzung in einem solchen Fall, daß das Gebilde auseinander zu fließen bzw. unregelmäßige Formen anzunehmen strebt. Auch Verworn erklärt ja die Aussendung von Pseudopodien aus der kugeligen Amöbe als lokale Oberflächenspannungsherabsetzung. Gemäß dem Befunde Conklins erklärt sich natürlich auch die unregelmäßige Gestalt der Kerne in der Wärme in meinem obigen Experiment[1]). Daß natürlich ein derartiges Verhalten eines Kernes — das keineswegs allgemein ist — wichtige Schlüsse auf seinen »Aggregatzustand« bzw. auf seine Formstarrheit zuläßt, soll nur angedeutet werden.

Außerdem wurde noch *Daphnia pulex* bei verschiedenen Temperaturen gezüchtet und am Darmepithel die bekannten Verhältnisse beobachtet.

Was die experimentellen Ergebnisse andrer Autoren betrifft, so hat besonders Papanicolau — allerdings auch mehr anhangsweise — die Kernplasmarelation und Zellgröße unter experimentellen Bedingungen untersucht. Besonders hat er den Einfluß der Generationszahl beachtet und seine Ergebnisse: Vergrößerung von Kernplasmarelation und relativer Nucleolen- und Zellgröße sind durchaus den von mir aus der Analyse des cyclischen Verhaltens abgeleiteten analog.

[1]) Vgl. bezüglich dieser Probleme der physikalischen Chemie der Zelle usw. meine im Druck befindliche Arbeit im Arch. f. Entwicklungsmech.

Vor kurzem hat endlich Grunewald in einer ebenso interessanten wie inhaltsreichen Arbeit insbesondere die Veränderungen in der Art der Eibildung bei Temperatur-, Hunger- und verschiedenen Generationsbedingungen untersucht. Da ich gelegentlich der Schlußzusammenfassung kurz darauf eingehe, verweise ich hier nur darauf.

V. Über das Problem der Lokalvariation und der Fixierung der Kernplasmarelation und cellulärer Gleichgewichte überhaupt.

Ich habe schon gelegentlich meiner Arbeit über die Kern- und Zellverhältnisse von *Ceratium* und ihre Variation die Frage aufgeworfen, ob nicht durch verschiedene klimatische Bedingungen eine Beeinflussung dauernder, also in gewissem Sinne erblicher Art der endocellulären Gleichgewichte zu konstatieren ist. Bei weiterer Analyse dieses Problems trat dann die Alternative ein: Ist die Kernplasmarelation — um ein für allemal nur dieses eine Gleichgewicht herauszugreifen — und Zellgröße bei einer Art, die dauernd unter bestimmten mittleren Klimabedingungen lebte, restlos von diesen Milieufaktoren abhängig oder nicht? Im ersteren Falle findet demnach auch bei längster Dauer der Einwirkung differenter Temperatur keine Änderung der anfangs schon für diese Temperatur charakteristischen Kernplasmarelation und Zellgröße statt, es ist also die jeweilige Änderung der Kernplasmarelation und also ihr neuer Wert — ebendasselbe gilt für die Zellgröße — eine restlose Funktion der herrschenden Temperatur und überhaupt Außenbedingungen; man könnte von einer bestimmten optimalen Kernplasmarelation und Zellgröße, die eine bestimmte Artzelle (Oscar Hertwig) kennzeichnet, die, wenn sie auch mit Veränderung der äußeren Bedingungen sich zunächst verändert, sich dennoch bei genügend langer Dauer jener äußeren Bedingungen ihrem ursprünglichen Zustande, ihrem ursprünglichen Werte wenigstens anzunähern trachten würde, nicht sprechen. Im zweiten Falle jedoch würden sich die cytologischen Relationen und Größenwerte relativ elastisch erweisen, bzw. wenn man den endgültigen Zustand ins Auge faßt, relativ starr, indem sie zwar zunächst durch veränderte äußere Faktoren verändert würden, nach genügend langer Zeit trotz der gleichbleibenden Veränderung der äußeren Bedingungen sich aber einem Wert annähern würden, der eben dann als der schlechthin optimale und für die Artzelle charakteristische, wenigstens unter normalen Verhältnissen, gehalten werden müßte.

Es scheint sich hier um ein neues und sehr wichtiges theoretisches Problem der Zellphysiologie zu handeln.

Zu diesen beiden Alternativen lassen sich genügend Beispiele, z. B.

aus dem Makroskopischen, bringen. Zum Beispiel zeigen äußere Körpercharaktere meist eine dauernde Milieubeeinflußbarkeit, d. h. die einmal eingetretenen Veränderungen bleiben bestehen, wenn die äußeren Bedingungen bestehen bleiben. Andrerseits kennen wir viele physiologische Verhältnisse — es sei nur an die Störung des Stoffwechsels unter andern Klimabedingungen erinnert, die zunächst jedenfalls eine Funktion derselben sind, später dennoch rückgängig werden, so daß also eine weitgehende Herstellung des ursprünglichen physiologischen Mechanismus stattfindet — die zuerst unter dem Einfluß veränderter Bedingungen stark modifiziert werden, jedoch allmählich trotz anhaltender Bedingungen einem Gleichgewichtszustand zustreben, der dem Anfangszustand vor Einsetzen der Störung sehr ähnlich ist.

Aber auch ein cytologischer Parallelismus läßt sich zu dieser Rückkehr auf ursprüngliche Systemverhältnisse und unter andauernden äußeren Veränderungen finden. Es handelt sich um jene Störungen im endocellulären Gleichgewicht, die als Depression bezeichnet werden und mit einer Erhöhung der Kernplasmarelation einhergehen. Hier kann es vorkommen, daß äußere Faktoren durch ihr plötzliches Eintreten das endocelluläre Gleichgewicht, die physiologischen Prozesse, stören, so daß eine bedeutende Kernvergrößerung stattfindet. Diese Störung ist aber selbst unter Andauer der äußeren Bedingungen nicht immer — ja in der Minderzahl der Fälle — konstant und bleibend, sondern es kommt zu einer Umregulierung und Verkleinerung der Kernplasmarelation, der als physiologisches Korrelat eine Rückkehr der Stoffwechselabläufe ins frühere Gleichgewicht entspricht. Die Elastizität des Lebens hat sich behauptet und primäre milieubedingte Störungen autoregulatorisch ausgeglichen. Das scheint mir ein treffliches Paradigma — allerdings enthält es pathologische Momente — zur Frage zu bilden, ob eine Annäherung an ursprüngliche Gleichgewichte bei Andauer der zunächst die Einstellung neuer Gleichgewichte verursacht habenden Faktoren möglich ist. Ja wenn es sich tatsächlich so verhält, so hätten wir in einer Beobachtung Voineas (zit. von Hertwig), der fand, daß bei Kultur ab ovo die Kaulquappen zunächst der Temperatur entsprechende Abänderung der Zellverhältnisse aufweisen, daß jedoch bei weiterer Kultur unter Konstantbleiben der Temperaturunterschiede eine weitgehende Annäherung der Größen und Relationen in der Wärme- und Kältekultur stattfindet. Ich konnte bei meinen Experimenten davon allerdings nicht eine Spur bemerken, so daß ich Voineas Resultate stark bezweifeln muß[1]).

[1]) Vgl. Hartmann: Arch. f. Entwicklungsmech. (im Druck).

Es kann aber noch eine zweite Fragestellung entwickelt werden, und erst nach deren Besprechung soll zusammenfassend auf beide hier behandelten Fragestellungen eingegangen werden.

In meiner Ceratiumarbeit glaubte ich darauf hinweisen zu können, daß offenbar doch eine dauernde Beeinflussung der Kernplasmarelation unter Umständen stattfinden kann, daß sich also die *Ceratium* verschiedener Seen durch habituelle Kernplasmarelation unterscheiden. Jedoch taucht im Anschluß daran noch eine Frage auf, die in gewisser Beziehung zum früheren Problem in Beziehung steht. Es fragt sich: Kann durch langdauernde Wirkung bestimmter Temperatur oder durch äußere Faktoren überhaupt die unter diesen Verhältnissen entstandene bestimmte Kernplasmarelation und Zellgröße in gewissem Maße konstant fixiert werden, so daß zunächst wenigstens bei Zurückgehen in die alten Bedingungen eine Nachwirkung der früheren Existenzbedingungen zu konstatieren ist? Kann also in gewissem Maße eine erblich fixierte Kernplasmarelation oder Zellgröße in diesem Sinne vorkommen?

Daß eine Nachwirkung der Temperatur möglich ist, erscheint durch die Ergebnisse Köhlers nahegelegt, daß jedoch auch eine in gewissem Sinne erblich fixierte und bestimmte Kernplasmarelation und Zellgröße — die auf Grund äußerer Einwirkung zustande gekommen ist — vorkommen kann, ist eigentlich bei genauerem Zusehen selbstverständlich und die Regel. Denn z. B. unterscheiden sich *Ceratium cornutum* und *hirundinella* durch stark verschiedene Kernplasmarelation, ceteris paribus, und zwar hat *Ceratium hirundinella* die weitaus geringere, *Ceratium cornutum* die hohe, was vielleicht mit ihrer Lebensweise in warmen bzw. mehr kalten Gewässern und Jahreszeiten zusammenhängt bzw. diese bewirkt. Trotzdem sind aber jedenfalls beide aus einer gemeinsamen Urform entstanden, wobei mit der erblichen Veränderung andrer äußerer morphologischer und physiologischer (Kälte- bzw. Wärmeliebe) Charaktere eben der jetzigen Artcharaktere auch eine erbliche Veränderung der Kernplasmarelation einhergegangen ist. Denn *Ceratium cornutum* besitzt meist auch bei gleichen äußeren Bedingungen eine größere Kernplasmarelation als *Ceratium hirundinella*. Wenn wir die Entstehung der beiden distinkten Arten *cornutum* und *hirundinella* auf Temperatureinfluß auch in allen andern Artcharakteren zurückführen, so ist also hier ein Beispiel einer erblich fixierten und differenten Kernplasmarelation in beiden Fällen gegeben, Verhältnisse, welche ursprünglich in irgendeiner Weise milieubedingt gewesen sein müssen. Das scheint in gewissem Widerspruch mit Früherem zu stehen.

Aber es ist eben noch auf folgendes aufmerksam zu machen. Solange durch die veränderte Temperatur — um nur diesen einen Faktor heraus-

zugreifen — die einzelnen in heterogenem Gleichgewicht (Zwaardemaker) befindlichen Phasen des Zellsystems, als welche wir Kern und Plasma auffassen können, bloß in ihrer relativen Ausdehnung beeinflußt werden, ist es klar, daß dieser Vorgang vollkommen reversibel sein muß, d. h. mit dem Aufhören der Bedingungen sofort zurückgehen muß — das sehen wir im allgemeinen bei fast allen Experimenten. Bei längerer Dauer der Einwirkung kommt es jedoch zu einer langsamen Umwandlung auch der qualitativen Beziehungen — im Gegensatz zu früher, wo im wesentlichen nur quantitative Gleichgewichtsveränderungen auftreten — deren hohe Stabilität und Konstanz äußeren Faktoren gegenüber ganz allgemein für lebende Systeme als charakteristisch angesehen werden muß. Nun haben die Veränderungen der Kernplasmarelation, die ursprünglich bloß quantitative Verschiebungen der Phasenverhältnisse bedeuteten, ihr Korrelat in den homologen qualitativen Veränderungen der Stoffwechselbeziehungen der Systeme zueinander und ihrer Beschaffenheit selbst gefunden, die Phasen sind mit einem Wort selbst andre geworden. Damit ist aber Erblichkeit, d. h. hohe Stabilität gegeben, wenn die qualitativen Veränderungen als spezifisch den neuen Zustand charakterisierend gesetzt werden. Damit ist aber die diesem Zustand entsprechende neue Kernplasmarelation nicht mehr eine bloß quantitative Phasenverschiebung, die demgemäß eine unmittelbare und reversible Funktion äußerer Bedingungen sein kann, sondern die Beziehungen der Teile und diese selbst sind andre geworden, und dadurch hat die Veränderung der Massenrelationen, die ursprünglich streng äußerlich bedingt und variabel waren, ihren adäquaten Ausdruck im qualitativ veränderten Stoffwechsel gefunden und demgemäß ist dieser neue Zustand des volumetrisch-endocellulären Gleichgewichtes nicht mehr die unmittelbare Funktion der äußeren Bedingungen im früheren Sinne, sondern selbst typischer Grund und Ausgangspunkt, von dem aus nun neuerdings die Temperatur oder andre äußere Faktoren die Kernplasmarelation in gewisser Variationsbreite in reversibler Weise verändern können. Der Mittelpunkt jener Veränderungen nach beiden Seiten, gewissermaßen der in dem spezifischen Stoffwechsel — in der Artzelle — fixierte Nullpunkt aber ist für alle diese neuerlichen Veränderungen die ursprünglich milieubedingte, schließlich in gewissem Sinne erbliche neue arttypische Kernplasmarelation, Zellgröße oder sonst eine cytologische Eigenschaft.

Um noch einmal zusammenzufassen, so sind es also zwei Fragen, deren theoretische Analyse mir vorteilhaft erscheint und die wir im vorausgehenden versucht haben.

1. Kann bei andauernder Einwirkung veränderter äußerer Bedingungen, und trotzdem, die unter dem Einfluß jener entstandene Verschiebung endocellulärer Gleichgewichte oder der Zellgröße überhaupt im Laufe einiger Zeit wieder langsam rückgängig werden? Es würden sich also die jeweiligen cytologischen Relationen und Größen nicht als reine Funktionen der Temperatur verhalten, sondern sich immer wieder eine Annäherung an gewisse, optimale Mittelwerte herzustellen trachten, ganz analog wie es bei Stoffwechselstörungen und darauf erfolgender Ausgleichung derselben stattfindet.

2. Kann es unter langdauernder Einwirkung der veränderten Bedingungen zu einer derartig tiefgreifenden Beeinflussung des genannten vitalen Geschehens kommen, daß auch nach Zurückgehen der Bedingungen die diesen abgeänderten Stoffwechselablaufen koordinierte Kernplasmarelation und Zellgröße gleichsam erblich fixiert bleibt und nur in sekundärer Weise gleichsam als Mittelpunkt neuer Verschiebungen beeinflußt werden kann? Da außerdem unter verschiedenen Milieubedingungen entstandene Arten oft typisch verschiedene Zell- und Kerngrößenverhältnisse auch unter gleichen Bedingungen zeigen, ist diese Möglichkeit natürlich vor allem sicher.

Es handelt sich jetzt eben nur um die Frage: Wie können diese verschiedenen Verhaltungsweisen einheitlich erklärt werden?

Was die Zellgröße und den Einfluß der Temperatur anlangt, so bin ich zu dem Resultat gekommen, daß eine sekundäre Vergrößerung auch unter anhaltend nicht allzu hoher Temperatur physiologisch möglich und sogar postuliert werden muß (Hartmann, Lit.-Verz. 34). Die ganze Sache liegt nun meines Erachtens so, daß zunächst, wenn auf eine Zelle veränderte Außenbedingungen einwirken, eine Verschiebung rein quantitativer Art ihrer endocellulären Gleichgewichtsverhältnisse vorliegt. Die Zellgröße verändert sich ebenfalls, weil das physiologische Gleichgewicht zwischen Stoffumsatz und Stoffaufnahme und Verwertung gestört ist. Das wäre das Verhalten der Zelle und ihrer Bestandteile, wie es uns unsre Experimente zeigen.

Nach einiger Zeit, deren Länge nicht genau bestimmbar, kann es aber trotz Andauer der veränderten Außenbedingungen zu einer Annäherung der quantitativen endocellulären Relationen und auch der Zellgröße an die ursprünglichen Werte kommen, weil der Gesamtstoffwechsel noch nicht tiefgreifend verändert ist; aber für einen spezifischen Stoffwechselablauf, wie er besteht und der dem vor Auftreten der veränderten Bedingungen bestanden habenden qualitativ gleicht, muß eben als adäquate Systembedingung eine bestimmte Kernplasmarelation und Zellgröße vorhanden

sein. Kurz, es findet dank der Elastizität der Vitalprozesse und ihrer morphologisch koordinierten Relationen eine Annäherung an vor dem Eintritt der andern Außenbedingungen bestanden habenden Verhältnisse statt.

Wird jedoch — und das ist der dritte denkbare und realisierte Fall — durch die äußeren Bedingungen jene Starrheit der qualitativ spezifischen Stoffwechselabläufe in der lebenden Substanz selbst verändert, so stellen sich dieselben auf qualitativ ganz andre Verhältnisse ein, und demgemäß findet auch keine langsame Annäherung an frühere Verhältnisse mehr statt, da nicht nur quantitative Relationen, sondern qualitative Verhältnisse geändert worden sind. Das System selbst ist zu einem andern geworden, und gemäß dieser vollkommenen und tiefgreifenden Anpassung und Umordnung nach den neuen Lebensbedingungen ist es zu einer in diesem Sinne erblichen Umwandlung der qualitativen Zellbeschaffenheit gekommen, dadurch sind aber alle morphologischen Verhältnisse gegeben: die Zellengröße und das Verhalten der endocellulären Relationen.

Genaueres darüber wurde schon früher gesagt und ist auch in meiner Arbeit im Archiv für Entwicklungsmechanik nachzulesen. —

Endlich möchte ich hier noch auf einige eigene und fremde Befunde eingehen, die mir zur Beurteilung obiger Probleme, d. h. des Problems der Lokalvariation, beizutragen scheinen.

In einer sehr interessanten Arbeit hat Matscheck darauf hingewiesen, daß die Nucleolarverhältnisse der Keimzellen von Copepoden deutliche Milieuunterschiede erkennen lassen. Es zeigt sich, daß die unter relativ konstanten Bedingungen in Seen lebenden Centropagiden (*Diaptomus* und *Heterocope*) einen großen Nucleolus besitzen, während die unter wechselnden Bedingungen in Tümpeln lebenden Cyclopiden mehrere kleine und stark unregelmäßige zeigen. Er kommt demnach zum Schluß, »daß die Einflüsse der Lokalität (Nahrung, Beschaffenheit des Wassers usw.) nicht ohne Einfluß auf die Form und Zahl der Nucleolen sind.«

Besonders maßgebend für die Mehrzahl der Nucleolen bei Cyclopiden möchte ich die Temperatur ansehen, da wir einmal Verkleinerung der Nucleolen bei steigender Temperatur, wie das wohl in Tümpeln der Fall ist, experimentell finden, andrerseits Grunewald bei *Moina* durch hohe Temperatur auch einen Zerfall des einheitlichen Eizellnucleolus beobachten konnte. Ob allerdings, wie Matscheck glaubt, sein Befund für Häckers Kernsecrettheorie der Nucleolen und gegen Strassburgers Reservetheorie und Ficks Transporthypothese spricht, scheint mir zweifelhaft, jedoch möchte ich erst später darauf zurückkommen.

Jörgensen (1913) berichtet gelegentlich seiner umfassenden vergleichenden Studien über die Eibildung, daß bei derselben Molluskengattung (*Patella*) die einzelnen Arten, die stark verschiedenen Erdteilen und Lebensbedingungen entstammen, auch starke Unterschiede in der Anzahl der Nucleolen ihrer Keimzellen darbieten.

In bezug auf diese Befunde, die für einen starken Einfluß des Milieus auf die feineren Kernverhältnisse, besonders die Nucleolen, sprechen, mag es vielleicht auffallend scheinen, wenn ich bei einem Vergleich der Zellkomponenten und gegenseitigen Relationen bei den in dieser Arbeit besprochenen Cladocerenkolonien, ceteris paribus, nur geringe Unterschiede in den einzelnen Lokalitäten finde (z. B. bei *Daphnia pulex*), wo doch stark verschiedene Lebensbedingungen realisiert sind. Vergleichen wir stark verschiedene Lebensbedingungen bietende Örtlichkeiten, so können wir allerdings Unterschiede in der relativen Zellgröße und Kernplasmarelation feststellen auch bei Ausschluß von Temperatureinfluß. Aber dennoch sind diese Unterschiede kaum so bedeutend als die temporale Variation in ein und demselben Gewässer, und niemals finden wir z. B. Verschiedenheiten in der Nucleolenzahl der Darmzellen auch bei Betrachtung verschiedener Arten und Familien, wie sie z. B. Matscheck und auch Jörgensen in den Eizellen auffanden und wie sie wohl in dieser Zellart weit verbreitet sind, sowohl als von Lokalität zu Lokalität als von Art zu Art verschieden.

Ich glaube, daß diese offensichtliche Labilität und Variabilität der Keimzellverhältnisse im Gegensatz zu den innerhalb der Familie der Cladoceren überhaupt sehr eintönigen Darmzellenverhältnisse auf die Eigenart der Geschehensprozesse gerade in den Keimzellen, die den Einfluß äußerer Milieu- und innerer Konstitutionsfaktoren besonders deutlich erkennen lassen, zurückzuführen ist. Da das auf die Beeinflußbarkeit cytologischer Gleichgewichtserscheinungen durch äußere Faktoren, das Milieu, ein gewisses Licht wirft, sei darauf kurz eingegangen.

Der Kernpunkt der Sache ist offenbar der, daß äußere Faktoren auf ein in einsinniger Gleichgewichtsverschiebung und stetiger einsinniger Veränderung befindliches System leichter und tiefgreifender einzuwirken vermögen als auf ein im stationären Gleichgewicht befindliches. Wir wissen, daß bei der Eibildung die mannigfachsten qualitativen und quantitativen Veränderungen stattfinden, wobei das Gesamtbild der Zellen starke Umwandlungen erfährt, und demgemäß ist es in diesem fließenden Geschehen leichter, daß, seien es experimentelle Faktoren wie bei Grunewald oder Milieufaktoren wie bei Matscheck und Jörgensen, durch Hemmung bzw. Veränderung der Geschehensprozesse sich bemerkbar

machen. Ganz anders die Darm- und überhaupt alle fertig differenzierten Somazellen. Sie befinden sich in einem stationären Gleichgewicht, indem nicht einseitig ablaufende Geschehensprozesse stattfinden, mit einem Wort, es findet keine Genese statt, die eo ipso die Struktur tiefgreifenden Veränderungen unterwirft. Demgemäß werden hier durch äußere Faktoren nur zunächst die quantitativen Relationen verändert, die sich demgemäß auf ein neues, rein quantitatives, sich morphologisch manifestierendes Gleichgewicht einstellen. Es ist wohl ersichtlich, daß wir hier auf ganz anderm Wege und von ganz anderm Ausgangspunkt zu ganz ähnlichen Unterscheidungen und Folgerungen gelangen wie in der Einleitung.

Wie bei *Ceratium* habe ich auch bei *Sida* Tiere dreier stark klimatisch verschiedener Örtlichkeiten auf ihre Zellverhältnisse untersucht, und zwar vom Maggiore-, Lugano- und Bodensee. Da ich in einer späteren Arbeit eingehender den Milieu- und Klimaeinfluß hinsichtlich der vorstehend besprochenen Erblichkeits- und Modifikationsprobleme untersuchen will, will ich hier nur darauf hinweisen, daß die Kernplasmarelation der Darmzellen im Bodensee bedeutend größer ist als in den andern zwei weitaus wärmeren Seen, daß jedoch die Zellgröße keine eindeutige Abhängigkeit von den Klimabedingungen erkennen ließ.

C.

Allgemeine Zusammenfassung und Schluß.

Nachstehend sollen nur einige der wichtigsten Beobachtungsresultate angeführt werden, bezüglich der allgemeinen Theorie der Relationsbestimmung und der theoretischen Auswertung der Ergebnisse überhaupt muß auf den Text verwiesen werden.

Es wurden Darm- und Ganglienzellen und die Stützzellen der Augen untersucht, die hauptsächlichsten Ergebnisse wurden an Darmepithelzellen, auf die sich auch hauptsächlich das Folgende bezieht, gewonnen.

A. Verhalten der Zellen während des individuellen Wachstums.

1. Zellteilungen sind auf sehr frühen Stadien, sicher nach der Geburt, nicht mehr aufzufinden, das Körperwachstum ist daher, was den Darm anbetrifft, ein rein celluläres, und damit sind für die Körpergröße unmittelbar alle jene Faktoren maßgebend, die die Zellgröße bestimmen, was auch für die Beurteilung temporaler Körpergrößenvariationen von Bedeutung ist. Das Darmwachstum bzw. natürlich das Zellwachstum kann streng proportional der Körpergröße erfolgen oder etwas langsamer

oder auch schneller, dadurch ist die auf die Körpergröße bezogene Darmfläche größer oder geringer. Diese Verhältnisse zeigen temporale also mitbedingte Unterschiede, was beweist, daß für die relative Darm- bzw. Zellgröße des Darmes physiologische Bedingungen — Verhältnis der resorbierenden Fläche zum verbrauchenden Volum des Körpers — maßgebend sind.

2. Die Kernplasmarelation nimmt mit zunehmender Größe der Darmzellen dauernd ab, und zwar besonders stark bis zur Erlangung der Geschlechtsreife, dann nur mehr langsamer. Die präpuerperale Zeit dokumentiert sich durch die weitaus höhere K.-Pl.-Relation und die schnell ablaufenden cytologischen Relationsveränderungen mehr als embryonale im Gegensatz zur puerperalen. Daß der Eintritt der Geschlechtsreife durch einen Einschnitt in der Veränderung der K.-Pl.-Relation gekennzeichnet ist, ist jedenfalls für das Verständnis der Geschlechtsreife als solcher von Interesse.

3. Über das Verhalten der relativen — auf die Körpergröße bezogenen — Zellgröße im Laufe des Wachstums wurde früher unter Punkt 1 berichtet.

4. Die Gesamtnucleolenmasse des Darmes nimmt relativ konstant ab, jedoch in den einzelnen Entwicklungsphasen nicht gleich schnell.

5. Die Nucleolarkernrelation nimmt mit wachsender Zellgröße ab, und zwar besonders stark bis zur Geburt, nach derselben findet nur mehr geringe Verkleinerung statt, während in höchstem Alter vielleicht ein sekundäres Anwachsen stattfindet. Das deutet darauf hin, daß bei Herabsetzung des cellulären Stoffwechsels ein Anwachsen der Nucleolen stattfindet (z. B. im Alter); der Umstand, daß gerade zur Zeit der Geburt, also zu Beginn der Verdauungsfunktion des Darmes, besonders starke Nucleolenreduktion stattfindet, spricht dementsprechend für eine Verkleinerung der Nucleolen bei intensivem Stoffwechsel (Verdauung). Daß die Abnahme der relativen Nucleolengröße mit zunehmender Zellgröße, abgesehen von der geringen Vergrößerung ganz am Ende des Lebens, nicht für Häckers Stoffwechselproduktheorie spricht, ist klar, denn im Laufe des Lebens könnte nach dieser Theorie nur Vergrößerung erwartet werden.

6. Die Zellvolum-Kernoberflächenrelation, d. h. der Quotient, der angibt wie viele Zellvolumeinheiten auf die Oberflächeneinheit des Kernes entfallen und so gewissermaßen intracelluläre Stoffwechselbedingungen veranschaulicht, nimmt während des Zellwachstums stark zu, so daß also die Stoffwechselabläufe in obigem Sinne mit dem Alter er-

schwert werden. Diese im Zusammenhange mit der folgenden Relation läßt Schlüsse auf die Ursache der Wachstumssistierung und des Alterns zu, über die der Text eingesehen werden muß.

7. Die Zelloberflächen-Kernvolumrelation, also der Quotient, der angibt, wie viele Zelloberflächeneinheiten auf die Volumeinheit des Kernes entfallen und so gewissermaßen die Stoffwechselbeziehungen von Zelle und Kern nach außen — extracellulär — veranschaulichen, bleibt während des postembryonalen Zellwachstums konstant, während im Embryo manchmal differente Werte festzustellen sind.

8. Auf Grund der Konstanz der im vorausgehenden besprochenen Relation, die sich allgemein ohne Rücksichtnahme auf Konstante so ausdrücken läßt: $R^2 : r^3$, wo R den Zellradius, r den des Kernes bedeutet, läßt sich, wenn man die Kernplasmarelation $r^3 : R^3$ als Volum, bzw. $r^2 : R^2$ als Oberflächenrelation ausdrückt, eine Gleichung für das Verhalten der Kernplasmarelation während des Wachstums der Darmzellen aufstellen. Und zwar für die Kernplasma-Volumrelation:

$$\left(\frac{r^3}{R^3}\right)^{-1} \cdot \frac{1}{R} = \text{Konst.},$$

für die Kernplasma-Oberflächenrelation:

$$\left(\frac{r^2}{R^2}\right)^{-1} \cdot \frac{1}{r} = \text{Konst.}$$

Das heißt, die Kernplasma-Volumrelation ($r^3 : R^3$) verhält sich beim Zellwachstum umgekehrt proportional dem Zellradius, die Kernplasma-Oberflächenrelation ($r^2 : R^2$) umgekehrt proportional dem Kernradius. Der Potenzexponent — 1 dient nur zur Gleichsinnigmachung der Divisionen.

9. Während bisher nur von den Darmepithelzellen die Rede war, so zeigt eine Messung der Ganglienzellkerne[1]) (Gehirn und Ganglion opticum), daß diese relativ zum Gesamtkörperwachstum stark zurückbleiben und die Zell- und Kernteilungen in postembryonaler Zeit nicht mehr stattfinden, so ergibt sich, daß das Gesamtganglienvolum mit zunehmender Körpergröße abnimmt. Bei *Daphnia pulex* findet bei Zunahme der Körpergröße um das Vierfache nur eine Zunahme des Gehirnes um das Zweifache statt.

10. Bezüglich des Eintrittes der Geburts- und Geschlechtsreife und die dafür charakteristischen Körper-, Zell- und Kerngrößen und ihre temporale Variation muß auf den Text verwiesen werden.

---

[1]) Die Zellen selbst sind nicht exakt meßbar, für unsre Zwecke genügt aber hier der Parallelismus zwischen Kern- und Zellgröße.

B. Temporalvariation.

Der Einfluß der Gesamtheit der äußeren Faktoren auf Körpergröße, äußere morphologische Charaktere und auf den Generationscyclus, wie er schon vielfach Gegenstand der Untersuchungen wurde, findet seine vollkommene Parallele in cytologischen Verhältnissen. Es erweist sich auch hier als vorteilhaft nachfolgende Einteilung der Faktoren zu treffen:

Äußere, direkte; sie bewirken unmittelbar Veränderungen, insofern sie auf die Tiere einwirken.

Primär innere; solche sind uns gegeben im erblich fixierten Fortpflanzungscyclus (Weismann) und der deprimierenden Wirkung langdauernder Parthenogenese, also der Generationszahl.

Sekundär innere; als solche sind ursprünglich äußere Faktoren aufzufassen, die dadurch, daß sie auf eine oder mehrere Generationen schädigend einwirken, die Lebenskraft des Cyclus beeinflussen, daß ihre Wirkung auch nach ihrem Aufhören andauert, da sie durch Steigerung der Depression oder durch andre Einflüsse gewissermaßen in ihren Wirkungen zu inneren Faktoren geworden sind. Der Einfluß aller genannten Faktoren, die sich gegenseitig in ihrer Wirkung abschwächen oder verstärken können, auf cytologische Verhältnisse im Laufe des Cyclus ist gut zu trennen und erkennbar.

1. Temperatur.

a) Ihre Erhöhung bedingt Abnahme der Zellgröße, Zunahme der Zellenzahl, jedoch gleichen sich beide Wirkungen nicht ganz aus, wie es etwa bei der Furchung geschieht, sondern es findet Verkleinerung des Gesamtkörpers in der Wärme statt.

b) Die Korngröße nimmt absolut und relativ, bezogen auf die Körpergröße ab; da auch die K.-Pl.-Relation abnimmt, so ist die Gesamtkernmasse des Darmes in der Wärme geringer.

c) Die Kernplasmarelation nimmt mit Steigerung der Temperatur ab. Da in diesem Falle die Zellvolum-Kernoberflächenrelation, deren Symbol $R^3 : r^2$, ziemlich weitgehend, allerdings nicht so weitgehend wie die andre Relation beim Zellwachstum, konstant bleibt, so ergibt sich für die Kernplasma-Volumrelation

$$\left(\frac{r^3}{R^3}\right)^{-1} \cdot r = \text{Konst.},$$

und für die Kernplasma-Oberflächenrelation

$$\left(\frac{r^2}{R^2}\right)^{-1} \cdot R = \text{Konst.}$$

das heißt, erstere Relation verhält sich direkt proportional dem Kernradius, letztere dem Zellradius.

d) Die Zellvolum-Kernoberflächenrelation, also der Ausdruck intracellulärer Beziehungen, bleibt ziemlich weitgehend konstant.

e) Die Zelloberflächen-Kernvolumrelation, also der Ausdruck extracellulärer Beziehungen, nimmt bei Temperaturerhöhung stark ab, wodurch diese Stoffwechselbeziehungen ungünstiger werden.

f) Die Nucleolar-Kernrelation nimmt bei Temperaturerhöhung zugunsten des Kernes ab, also ist Erhöhung der Stoffwechselintensität mit Abnahme der Nucleolengröße verbunden.

2. Chemismus und überhaupt direkt schädigende äußere Faktoren, die zu sekundär inneren werden können. Stoffwechselprodukte, allzu starke Temperatursteigerung und Insolation sowie Nahrungsmangel können eine Depression hervorrufen; diese äußert sich oft im Eintreten einer Geschlechtsperiode, die allerdings deshalb nicht rein äußerlich bedingt anzusehen ist.

Die cytologischen Kennzeichen in den Darmzellen bei einer solchen Depression, bewirkt durch äußere Faktoren und die Geschlechtsperiode, sind Zunahme der Kernplasmarelation, der Nucleolar-Kernrelation und in geringem Maße der relativen Zellgröße. Das Körperwachstum und demgemäß das Zellwachstum ist gehemmt; daß relativ größere Darmzellen zu beobachten sind, ist wohl auf Hemmung der Zellteilungen im Embryonalleben zurückzuführen, weshalb die Zellen selbst relativ mehr wachsen müssen, da sie minder zahlreich sind.

3. Diese Depression im Zusammenhange mit einer Geschlechtsperiode kann durch günstiger werdende äußere Faktoren wieder weitgehend — allerdings niemals ganz — rückgängig gemacht werden; ebenso die cytologischen Verhältnisse; im Laufe der Generationen stellt sich aber als Folge der rein parthenogenetischen Generationsfolge ein Altern, eine Depression des Cyclus auch unabhängig von äußeren Faktoren ein, die bis zum Aussterben der Kolonie andauert. Daß ihr Eintritt, wie alles Geschehen aus rein inneren Ursachen, in gewissem Grade durch äußere Faktoren befördert oder hinausgeschoben werden kann, ist klar. Die cytologischen und physiologischen Charaktere jener Enddepression sind dieselben wie jener vorübergehend durch äußere Faktoren ausgelösten Gsechlechtsdepression.

Wir haben also gesehen, daß sich sowohl die endgültige Depression am Ende des Cyclus, also die rein durch die Generationszahl bedingte Herabsetzung der Vitalität, als die vorübergehend auftretenden Geschlechtsgenerationen durch cytologische, und zwar dieselben Charaktere kennzeichnen und sich trotzdem scharf trennen lassen, da sie keineswegs zusammenzufallen brauchen. Ich möchte hier nur noch kurz an der Hand der Ergebnisse andrer Autoren auf diese Probleme zu sprechen kommen.

Issakowitsch kommt im Anschlusse an Popoff zum Resultat, daß der Eintritt der sexuellen Fortpflanzung bei den Cladoceren mit Depression identisch sei, und also durch Kernhypertrophie charakterisiert ist. es ist also der Cyclus die notwendige Folge jener physiologischen Vorgänge in den Zellen, welche sich in einer veränderten Kernplasmarelation äußern. Auf Grund eingehender Experimente und auch cytologiseher Untersuchungen kommt endlich Papanicolau zu dem Resultat: »Die Wärme verkleinert die Größe der Zellen und des Kernes, wirkt also zugunsten der Parthenogenese; Kälte und Hunger vergrößern Zelle und Kern, wirken also zugunsten der gamogenetischen Fortpflanzung.« Daß jedoch unter dem Einfluß andrer schädigender Einflüsse und allzu hoher Temperatur auch eine Geschlechtsdepression mit ihren cytologischen Kriterien zustande kommen kann, haben meine Untersuchungen ergeben.

Von größter Bedeutung scheinen mir zur Beurteilung des cytologischen Charakters der Geschlechtsgeneration und physiologischer Depression überhaupt die Nucleolarverhältnisse zu sein. Grunewald findet eine Vergrößerung dieser Gebilde bei Herabsetzung des Stoffwechsels, also in Hunger, Kälte, chemischer Einwirkung (Neutralrot), Alter des Cyclus und Individuums. Es muß noch betont werden, daß in der Eizelle während ihrer Bildung unter obigen Bedingungen statt mehrerer kleiner nur ein großer Nucleolus auftritt. »Die obengenannten, für die Gestalt des Nucleolus ausschlaggebenden Faktoren sind die gleichen, die für die Änderung der Sexualtendenz im Cyclus verantwortlich gemacht werden. Die Gestaltsänderungen des Nucleolus können daher sehr wohl als morphologischer Ausdruck der für die Sexualtendenz wesentlichen Veränderungen angesehen werden.« Zu ganz denselben Resultaten sind auch wir bezüglich des Verhaltens der Darmzellennucleolen gekommen, nur ist mit zunehmender Zellgröße während des Körperwachstums keine Zu- sondern Abnahme der Nucleolengröße zu beobachten, und erst ganz zu Ende des Wachstums kann es zu einer ganz geringen Vergrößerung kommen.

C. Eine Gegenüberstellung der cytologischen Veränderungen bei Wachstum, Alter und Depression ergibt, daß Wachstum und Alter als rein ontogenetische Vorgänge mit Zellwachstum und Abnahme der Kernplasmarelation verbunden sind, das Alter erscheint als die Folge des cytologisch sistierten Wachstums, indem die zur weiteren Volumzunahme notwendigen intracellulären Regulationsvorgänge zwischen Zelle und Kern am Ende angelangt sind. Lebende Substanz ohne Wachstum ist aber, wie mit Rubner anzunehmen ist, dem Tode verfallen.

Depression hat demnach als durch Kernhypertrophie charakterisiert mit Alter nichts zu tun, sie ist keine Erscheinung des individuellen Lebens im engeren Sinne, sondern kommt insofern sie nicht rein äußerlich bedingt ist nur als Summationseffekt im Laufe des Generationscyclus zustande. Individuelles Wachstum und Altern aber cytologisch charakterisiert, stehen im Laufe des Cyclus insofern in Beziehung zur Depression, als der Ausgangspunkt und Verlauf der cytologischen Veränderungen des Zellwachstums, das hier mit Körperwachstum zusammenfällt, dem absoluten Werte, z. B. der Kernplasmarelation und Zellgröße nach sich von Generation zu Generation ändert, und sich so die Temperatur oder Depression cytologisch äußert, wobei jedoch der individuelle Wachstums- und Altersprozeß sich im Ablauf seiner relativen Veränderungen immer gleich bleibt, d. h. die Kernplasmarelation z. B. immer abnimmt. Die durch den Generationsablauf oder durch äußere Faktoren bestimmten Veränderungen sind der allgemeine und große Rhythmus, in dem der individuelle cytologische Wachstumsprozeß relativ immer gleich verläuft.

D. Bezüglich des Eintrittes von Geburt, Geschlechtsreife sowie des Verhaltens der Maximalgröße u. a. vergleiche man den Text.

E. Die cytologische Charakterisierung ihren absoluten und relativen Werten nach, die für die einzelnen Entwicklungsstadien, Geburt, Geschlechtsreife usw. aufgestellt werden, gilt nur unter gleichen äußeren und inneren Bedingungen, sonst ändert sie sich. Das zeigt, daß durch äußere und innere Bedingungen nicht bloß eine Verschiebung der einzelnen Entwicklungsstadien und dadurch eine scheinbare cytologische Veränderung stattfindet, sondern daß die äußeren und inneren Faktoren sich unmittelbar in einer Veränderung cytologischer Charaktere ändern. Bezüglich der theoretischen Auswertung und Fragestellung muß ich auf den Text verweisen.

Damit glaube ich einige der wesentlichsten Resultate angeführt zu haben, muß jedoch bemerken, daß gerade die wichtigsten allgemein physiologischen Ergebnisse sich zum kurzen Referate nicht eignen und deshalb hier unberücksichtigt blieben.

Auf einen Fragenkomplex möchte ich aber hier noch kurz eingehen, der die Beziehungen zwischen Wachstum als Substanzzunahme und Zellteilungen und andrer regulativer Prozesse bedingt. Auf die physiochemischen Vorstellungen, die man an das Wachstum, seine Sistierung und das Altern geknüpft hat und auf andre Beobachtungen, die sich diesbezüglich verwerten lassen, gehe ich nicht ein und verweise

auf die Arbeiten von Loeb, Enriques, Child, Godlewski, Macallum, Minot, Němec, Rohde, Masing, Demoll und Strohl u. a.

1. Eine Zelle wächst so lange, bis die im Gefolge des Wachstums selbst auftretenden Komplikationen nicht mehr reguliert werden können. Der Endzustand ist charakterisiert durch geringere Kernplasmarelation, die natürlich auch dort, wo sie in teilungsunfähigen Zellen auftritt, nichts andres bedeutet als die Kernplasmaspannung in der Terminologie R. Hertwigs. Daß größere Zellen einen relativ kleineren Kern haben, was offenbar rein physiologisch durch das größere absolute Volumen des Zellkörpers gegeben ist und durch unsre Relationsbestimmungen im früheren verdeutlicht wurde, scheint ziemlich allgemein zu gelten. So ergibt sich aus den zahlreichen Tabellen, die Dolley von Ganglienzellen verschiedener Größe von *Cambarus virilis* gibt, deutlich eine Abnahme der Kernplasmarelation mit Zunahme des Zellvolumens. Eycleshymer konstatiert (zit. nach Erdmann, 11) Abnahme der relativen Kerngröße mit der Größenzunahme der quergestreiften Muskelfasern von *Necturus*, ebenso findet Berezowski Abnahme der Kernplasmarelation während des Wachstums der Darmepithelzellen von Mäusen. Ein Vergleich verschieden großer Rassen von *Ceratium hirundinella* ergab mir (Lit.-Verz. 30), daß ebenfalls die größeren Rassen geringere Kernplasmarelation besitzen, und diese Beispiele ließen sich leicht vermehren. Daß natürlich die meisten Körperzellen sich für derartige Feststellungen nicht eignen, liegt darin, daß sie kein starkes Wachstum zeigen, da ihre Zellgröße weitgehend fixiert ist. Daß aber dennoch im Laufe längerer Zeiträume Wachstum auch der Zellen angewachsener Organismen erfolgt, ist mehrfach beobachtet worden, so von Heiberg und Illing an Leberzellen, ja nach Cohnstein und Zuntz und auch Walker (angegeben von Chambers) werden sogar die Säuger- bzw. Menschenerythrocyten mit zunehmendem Individuenalter größer. Es scheint eine gewisse allgemeine Eigenschaft der lebenden Masse zu sein, die sich darin geltend macht, daß Wachstum der Zellen auch bei fehlender Teilungsfähigkeit mit der Zeit stattfindet, und daß jene Zellen, deren Teilungsfähigkeit schon frühzeitig und während der Entwicklung des Individuums erlischt, sehr starkes individuelles Wachstum zeigen (Darmzellen der Cladoceren, Ganglienzellen der Vertebraten), während solche, die bis zur fertigen Entwicklung des Organismus sich teilen, hierauf nur wenig an Volumen zunehmen (siehe Levi).

Wenn wir Aufhören des Zellwachstums und Alter der Zelle und des Individuums in gewisser Hinsicht auf eine Linie stellen, so ist natürlich zu bemerken, daß sich die Verhältnisse natürlich dadurch scheinbar komplizieren, da einmal Aufhören des Zellwachstums mit dem des Körper-

wachstums und mit Alter und Tod zusammenfallen, wie beim Darmepithel von Cladoceren, in andern Fällen, wie bei den Ganglienzellen der Wirbeltiere, Zellwachstum mit dem Körperwachstum bzw. Organwachstum im wesentlichen gleichzeitig abschließt, aber noch lange nicht mit Alter und Lebensende zusammenfällt, und endlich bei den meisten andern Somazellen Wachstum und Substanzzunahme des Ganzen überhaupt in engster Beziehung zu den Zellteilungen stehen. Hier ist also die zeitliche Abhängigkeit von Wachstum und Alter des Individuums und Alter und Wachstum der Zelle, die im ersten Falle noch eine weitgehende war, ganz verschwunden. Trotzdem scheint mir im wesentlichen die Sache überall gleich zu liegen, indem das Wachstum der lebenden Substanz, sei es nur durch rein celluläre Substanzzunahme oder in Verbindung mit Zellteilung, sich mit Notwendigkeit vollziehend und vorwärts schreitend in sich selbst die Ursache des Abschlusses findet, und daß dadurch gleichzeitig die Charaktere des Wachstums und Alterns selbst gegeben sind. Ob das Aufhören des Wachstums, sei es des cellulären oder des ganzen Körpers, ans Ende des Lebens fällt oder nicht, ist von sekundärer Bedeutung gegenüber dem Umstand, daß Wachstum und Altern nicht trennbare Vorgänge sind.

2. Im vorhergehenden haben wir gesehen, daß das Wachstum der Zelle notwendig an ein Ende kommen muß, und daß dadurch, falls nicht regulative Prozesse eingreifen, der Tod der Zelle früher oder später gegeben ist. Mit Rubner können wir sagen: ohne Wachstum kein Leben.

Der zweite Punkt ist nun der, daß in der Zellteilung offenbar ein Moment regulativer Bedeutung liegt, durch die ein Weiterwachstum der lebenden Substanz als Ganzes ermöglicht wird. Daß das in der Aufhebung der durch die Volumszunahme der Zelle als physiologisch relativer Einheit gegebener Verhältnisse liegt, ist klar. Die Zellteilung ist also ein Regulationsakt, der dann eintritt, wenn die endocellulären Regulationsvorgänge, die das Wachstum bisher ermöglichten (z. B. Abnahme der Kernplasmarelation) am Ende ihrer möglichen Leistungsfähigkeit angelangt sind und insofern die Teilung und die sie begleitenden tiefgreifenden Um- und Neugestaltungen, die am Ende des Wachstums vorliegenden Spannungszustände, deren Aufhebung auf andern Wege nicht mehr möglich ist und die sich als notwendige Folge des Wachstums selbst darstellen, ausgleicht, kann man im Anschlusse an von Zwaardemaker betreffs des Schlafes als periodisches Geschehen entwickelte Vorstellungen, vielleicht auch in der Zellteilung und den sie begleitenden starken Systemänderungen einen Vorgang der Gleichgewichtseinstellung und des völligen

Ausgleiches aller Spannungszustände, Energiedifferenzen und überhaupt Ungleichgewichte erblicken, die für die dauernde Erhaltung der Lebensfähigkeit der lebenden Masse ebenso notwendig ist als der Schlaf der höheren Tiere im Sinne eines Ausgleiches aller Energiedifferenzen.

3. Aber auch die Teilung gewährleistet noch nicht dauerndes Wachstum der lebenden Masse und dauerndes Leben, es ist noch eine dritte und allen andern übergeordnete Periodizität und Gleichgewichtseinstellung vorhanden. Obwohl z. B. die meisten Gewebezellen im Körper der Wirbeltiere sich während des ganzen Wachstums teilen können und die Teilungsfähigkeit auch weiter beibehalten zu werden scheint, so kommt es dennoch zum Aufhören der Wachstumsprozesse, zu Alter und Tod. Warum hat hier die Substanzzunahme aufgehört, die doch ein Postulat jedes dauernden Lebens ist? Zunächst natürlich, weil die Zellteilungen im früheren Ausmaße, die doch als Regulativ II. Ordnung im vorausgehenden besprochen wurden, sistieren.

Es wurde schon öfters in der Literatur darauf aufmerksam gemacht, daß die bahnbrechenden Untersuchungen Woodruffs und Erdmanns hier Klärung bringen. Es wurde gezeigt, daß es nicht notwendigerweise der Geschlechtsakt ist, der die dauernde Teilungsfähigkeit der Protozoen ermöglicht und gewährleistet, sondern ein rein monocellulärer intraplasmatischer Regulationsprozeß und Umbildungsvorgang großartigster Weise, wodurch eine große Periodizität im Leben der Generationen zum Abschluß gebracht und die Möglichkeit weiterer Generationsfolge erst gegeben wird. Es ist also offenbar alle lebende Substanz auch bei dauernder Selbstteilung nicht imstande, dauernd zu leben und zu wachsen, wenn nicht von Zeit zu Zeit jener große Regulationsprozeß stattfinden kann. Ja auch die sexuelle Fortpflanzung selbst erscheint nur als spezieller Fall jener allgemeinen und obersten Periodizität alles Lebenden. Dadurch wird es klar, daß die Körperzellen der Tiere endlich auch aufhören müssen sich zu teilen, und daß demgemäß das Körperwachstum sistiert wird, denn jener allgemeine intracelluläre Regulationsprozeß, jene große Periodizität im cytotypischen Leben erfordert so tiefgreifende Veränderungen, daß solche die differenzierten Körperzellen nicht durchmachen können, da dadurch die Korrelation und Leistungsfähigkeit der Zellen und Organe zeitweilig derart gestört, ja aufgehoben wurde, so daß der Tod des Gesamtorganismus eintreten mußte. Solche Umregulierungsfähigkeit und Möglichkeit ist auf einzellige Systeme beschränkt, die dadurch dauernd Teilfähigkeit und Wachstum zeigen, während die Zellen der Metazoen, denen nur die ersten zwei Regulative offenstehen, ihre Differenzierung und Integrierung in einem Ganzen mit dem endlichen Aufhören von Teilung

und Wachstum unter normalen Umständen erkaufen, wodurch Alter und Tod gegeben sind. Nur der Organismus als solcher und als Ganzes besitzt in den Geschlechtszellen Elemente, die cytologisch wegen ihrer Unabhängigkeit dauernd zu Regulationsprozessen aller Grade befähigt sind.

Angesichts der Tatsache, daß dauerndes Leben und Wachstum, d. h. Selbstvermehrung der lebenden Substanz notwendig zusammengehören, können wir also sagen, daß das Zellwachstum als Volumzunahme dadurch ermöglicht wird, daß eben wegen dieses Wachstums ständig sich intracelluläre Regulationsprozesse und Gleichgewichtseinstellungen vollziehen, dergestalt, daß morphologisch sich die Zellbestandteile, die Teilsysteme, in ihren absoluten und relativen Größen sowie physiologisch in ihren Wechselbeziehungen sich den durch das fortschreitende Wachstum ständig gegebenen Veränderungen der physiologischen Systembedingungen anpassen. Das Wachstum findet aber schließlich doch in sich selbst sein Ende, indem die Möglichkeit der intracellulären Regulations- und Anpassungsprozesse eine obere Grenze hat. Ist die Zelle teilungsfähig, d. h. besitzt sie eine derartige Labilität ihrer Struktur und des Stoffwechsels, daß jener Akt des intracellulären Spannungs- und Phasenausgleiches sich vollziehen kann, so ist durch diese Regulation und Periodizität zweiter Ordnung weiteres Wachstum und Leben zunächst gesichert. Durch dauerndes Leben und Funktion sowie spezieller funktioneller Stoffwechselanpassungen kommen nun endlich trotz der immerwährend stattfindenden physiologischen und morphologischen Ausgleichsprozesse derartig einseitige Phasenverschiebungen und sich akkumulierende Gleichgewichtsstörungen zustande, daß weder die Teilung als Regulationsprozeß zweiter Ordnung und noch viel weniger die intracellulären Systemverschiebungen erster Ordnung dauerndes Weiterwachsen und Leben ermöglichen. Die Zellen sind schließlich wachstums- und teilungsfähig und leben als Somazellen zunächst zwar noch einige Zeit weiter, bis endlich die Systemstörungen — über deren Art man die verschiedensten Theorien entwickelt hat — so starke sind, daß unter immerwährender Funktions- und Vitalitätsabnahme das Leben zu Ende geht. Ist jedoch die Möglichkeit tiefgreifender intracellulärer Um- und Neugestaltungen gegeben, so findet jene Regulation dritter Ordnung statt, wobei unter tiefgreifenden Veränderungen jene größte Periode alles Lebenden zum Abschluß gelangt und eine neue beginnt. Jene dritte Periodizität ist aber nur die oberste und letzte, denn das Leben selbst ist keine stationäre Erscheinung, sondern immerwährende Periodizität.

Graz, 20. Oktober 1916.

Literaturverzeichnis[1]).

1. Berezowski, A. Studien über die Zellgröße I, Verhalten der Zellgröße zur Gesamtgröße des wachsenden Organismus. Arch. f. Zellf. 5. 1910 (Lit.).
2. —— Studien über die Zellgröße II. Arch. f. Zellf. 7. 1912.
3. Boring, M. A. On the effect of different temperaturs on the size of the nuclei in the embryo of *Ascar. megal.* Arch. f. Entwicklungsmech. 28. 1909.
4. Boveri, Th. Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. Jena 1904.
5. Buchner, P. Das akzessorische Chromosom in Spermiogenese und Ovogenese der Orthopteren usw. Arch. f. Zellf. 3. 1909.
6. —— Die Reifung des Seesterneies bei experimenteller Parthenogenese. Arch. f. Zellf. 6. 1911.
7. Chambers, R. Einfluß der Eigröße und Temperatur auf die Größe des Frosches und dessen Zellen. Arch. f. mikr. Anat. 72. 1908 (Lit.).
8. Child, Ch. M. A study of senescence and rejuvenation based on experiments with Planaria dorotocephala. Arch. f. Entwicklungsmech. 31. 1911.
9. —— Die physiologische Isolation von Teilen des Organismus als Auslösungsfaktor usw. Vortr. u. Aufs., herausg. v. Roux. Heft XI. 1911.
10. Cohnstein und Zuntz. Untersuchungen über das Blut, den Kreislauf und die Atmung beim Säugetierfötus. Pflüg. Arch. 34. 1884.
11. Conklin, E. G. Experimental studies on nuclear and cell division in the eggs of Crepidula. Journ. Acad. nat. scienc. Philadelphia. 15. 1912.
12. —— Cell size and body size. Journ. of Morphol. 23. 1912.
13. —— Cell size and nuclear size. Journ. exp. Zool. 12. 1912.
14. Cunnington. Studien an einer Daphnide, Simocephalus vetulus. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. 1902.
15. Demoll und Strohl. Temperatur, Entwicklung und Lebensdauer. Biol. Centralbl. 29. 1909.
16. Dolley, D. H. The morphology of functional activity in the gangl. cells of the Crayfish Cambarus virilis. Arch. f. Zellf. 9. 1913.
17. Driesch, H. Von der Beendigung morphogener Elementarprozesse. Arch. f. Entwicklungsmech. 6. 1898.
18. —— Physiologie der tierischen Form. Ergebnisse d. Physiol. 16. 1906 (Lit.).
19. —— Entwicklungsphysiologie. Merkel-Bonnets Ergebnisse. 17. 1907 (Lit.).
20. Enriques, P. Wachstum und seine analytische Darstellung. Biol. Centralbl. 29. 1909.
21. Erdmann, Rh. Experimentelle Untersuchungen der Massenverhältnisse von Plasma, Kern und Chromosomen in dem sich entwickelnden Seeigelei. Arch. f. Zellf. 2. 1908.

[1]) Aus der umfangreichen Literatur sind nur speziell zitierte und solche größere Arbeiten angeführt, die weitere Literaturangaben enthalten, was nebenbei bemerkt wurde. Für die liebenswürdige Überlassung schwerer zugänglicher Literatur bin ich dem Vorstande des Institutes für Histologie und Embryologie Herrn Professor H. Rabl zu größtem Danke verpflichtet.

22. Erdmann, Rh. Quantitative Analyse der Zellbestandteile bei normalem und experimentell verändertem Wachstum. Erg. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. 20. 1911 (viel Literatur).
23. Godlewski, E. jun. Plasma und Kernsubstanz in der normalen und durch äußere Faktoren veränderten Entwicklung der Echiniden. Arch. f. Entwicklungsmech. 26. 1908.
24. —— Transformation des Protoplasma in Kernsubstanz während der normalen und der künstlich veränderten Entwicklung der Echiniden. Bull. Cracov. 1908.
25. Grunewald, M. Über Veränderungen der Eibildung bei Moina rectirostris. Biol. Centralbl. 36. 1916.
26. Häcker, V. Das Keimbläschen, seine Elemente und Lageveränderungen. I, II. Arch. f. mikr. Anat. 41. 42. 1893.
27. —— Zellen und Befruchtungslehre. Jena 1899.
28. —— Die Vorstadien der Eireifung. Arch. f. mikr. Anat. 45. 1895.
29. Halban, J. Die Größenzunahme der Eier und Neugeborenen mit dem fortschreitenden Alter der Mutter. Arch. f. Entwicklungsmech. 29. 1910.
30. Hartmann, O. Über das Verhältnis von Zellkern und Zellplasma bei Ceratium und seine Bedeutung für Variation und Periodizität. Arch. f. Zellf. 14. 1916 (Lit.).
31. —— Über den Einfluß der chemischen Beschaffenheit des Mediums auf die Gestalt von Bosmina longirostris O. F. M. Arch. f. Entwicklungsmech. 42. 1916.
32. —— Über die Entwicklung und temporale Variation des Dotterstockes und die Eibildung von Pterodina patina usw. Zoolog. Jahrb. Anat. (im Druck).
33. —— Studien über die Cyclomorphose der Cladoceren. Arch. f. Hydrobiol. 10. 1915 (Lit.).
34. —— Über den Einfluß der Temperatur auf Größe und Beschaffenheit von Zelle und Kern im Zusammenhang mit der Beeinflussung von Funktion, Wachstum und Differenzierungsprozessen von Organen (Experimente an Amphibien). (Lit.) Arch. f. Entwicklungsmech. (im Druck).
35. Hertwig, R. Über die Bedeutung der Nucleolen. Sitzb. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München 1898.
36. —— Über das Wechselverhältnis von Kern und Protoplasma. Ebenda. 18. 1902. 1903.
37. —— Der gegenwärtige Stand des Sexualitätsproblems. Biol. Centralbl. 31. 1911 (Lit.).
38. —— Über Parthenogenese der Infusorien und die Depressionszustände der Protozoen. Biol. Centralbl. 34. 1914.
39. Hertwig, O. Allgemeine Biologie. Jena 1912.
40. Jackson, C. M. Changes in the relative weights of the various parts, systems and organs of jung albio rat, held at constant body weight by under-feeding for various periods. Journ. exp. Zool. 19. 1915.
41 Illing. Vergl.-histol. Untersuchungen über die Leber der Haussäugetiere. Anat. Anz. 26. 1905.
42. Jörgensen, M. Zellenstudien I. Arch. f. Zellf. 10. 1913.
43. Jost. Über Reaktionsgeschwindigkeit. Biol. Centralbl. 26. 1906.
44. Issakowitsch, S. Geschlechtsbestimmende Ursachen bei Daphniden. Arch. f. mikr. Anat. 69. 1906 und Biol. Centralbl. 1908.

45. Kammerer, P. Die Wirkung äußerer Lebensbedingungen auf die organische Variation im Lichte der exp. Morphologie. Arch. f. Entwicklungsmech. 30, 1. 1910 (Lit.).
46. Kanitz, A. Der Einfluß der Temperatur auf die pulsierende Vacuole der Infusorien usw. Biol. Centralbl. 27. 1907 (Lit.).
47. —— Das Protoplasma als chemisches System. Hdb. d. Biochemie II, 1 (Lit.).
48. —— Bezüglich der gleich grundlegenden Bedeutung extrem großer Temperaturkoeffizienten für die Entstehung u. f. d. Dauer des Lebens. Zeitschr. f. Biol. 52. 1909.
49. Krüger, P. Beiträge z. K. der Oogenese bei Harpakticiden nebst biol. Beobachtungen. Arch. f. Zellf. 6. 1911.
50. Kühn, A. Die Entwicklung der Keimzellen in den parthenogenetischen Generationen der Cladoceren. Arch. f. Zellf. 1. 1908.
51. Langhans, V. Über experimentelle Untersuchungen zu Fragen der Fortpflanzung, Variation und Vererbung. Verh. d. d. Zool. Ges. 1909.
52. Levi, G. Vergleichende Untersuchungen über die Größe der Zellen. Anat. Anz. Erg.-Heft z. Bd. XXVII. 1905.
53. Lilljeborg, W. Cladocera Sueciae. Nov. Acta reg. Soc. scient. Upsal. Bd. XIX. 1901.
54. Loeb, J. Vorlesungen über die Dynamik der Lebenserscheinungen. Leipzig 1906 (Lit.).
55. —— Über die Temperaturkoeffizienten für die Lebensdauer kaltblütiger Tiere und die Ursache des natürlichen Todes. Pflüg. Arch. 124. 1908.
56. —— Über den autokatalytischen Charakter der Kernsynthese. Biol. Centralbl. 30. 1910.
57. Lubosch, W. Über die Eireifung der Metazoen. Merkel-Bonnets Ergebnisse. 21. 1913 (Lit.).
58. Lundegårdh, H. Plasmastrukturen. Sammelref. Arch. f. Zellf. 12. 1914.
59. Maccallum. Die Methoden und Ergebnisse der Mikrochemie in der biol. Forschung. Ergeb. d. Physiol. 7. 1908 (Lit.).
60. Marcus, H. Über die Wirkung der Temperatur auf die Furchung von Seeigeleiern. Arch. f. Entwicklungsmech. 22. 1906 (Lit.).
61. Martini, E. Über Neotenie und Entelie. Verh. d. d. Zool. Ges. 1909.
62. Masing, E. Über das Verhalten der Nucleinsäure bei der Furchung des Seeigeleies. Zeitschr. f. physiol. Chem. 67. 1910.
63. —— Über eine Beziehung zwischen Kernstoffgehalt und Entwicklung. Zeitschr. f. physiol. Chem. 75. 1911.
64. Matscheck, H. Über die Eireifung und Eiablage bei Copepoden. Arch. f. Zellf. 5. 1910.
65. Minot, S. Ch. The problem of age, growth and death. Popul. Science Monthly. 1908.
66. Moroff, Th. Die bei den Cephalopoden vorkommenden Aggregatenarten als Grundlage einer kritischen Studie zur Physiol. des Zellkerns. (Lit.) Arch. f. Protistenkunde. 11. 1908.
67. Mühlmann, M. Über die Ursache des Alterns. Grundzüge der Physiologie des Wachstums. Verh. Nat. Ärzte. Aachen 1900.
68. —— Das Altern und der physiologische Tod. Samml. anat.-physiol. Aufsätze, v. Gaupp-Trendelenburg. 11. 1910.

69. Munk, M. Theoretische Betrachtungen über die Ursachen der Periodizität. Biol. Centralbl. 34. 1914.
70. Němec, B. Das Problem der Befruchtungsvorgänge und andere cytologische Fragen. Berlin 1910. (Lit.)
71. Ostwald, Wolfg. Die zeitlichen Eigenschaften der Entwicklungsvorgänge. Vortr. u. Aufs., herausg. v. Roux. V, 1908.
72. Papanicolau, G. Experimentelle Untersuchungen über die Fortpflanzungsverhältnisse bei Daphniden. Biol. Centralbl. 30. 1910.
73. Plenk, H. Über Änderungen der Zellgröße im Zusammenhange mit dem Körperwachstum der Tiere. Arb. aus d. zool. Inst. Wien. 11. 1911.
74. Popoff, M. Die Depression der Protozoenzelle und die Geschlechtszelle der Metazoen. Arch. f. Protistenkunde. Festschrift f. R. Hertwig. 1907.
75. —— Experimentelle Zellstudien I, II, III. Arch. f. Zellf. 1, 3, 4. 1908, 1909, 1910 (Lit.).
76. Przibram, H. Anwendung elementarer Mathematik auf biologische Probleme. Vortr. u. Aufs. v. Roux. Heft 3. 1908.
77. Pütter, A. Aktive Oberflächen und Organfunktionen. Zeitschr. f. allg. Physiol. 12. 1911.
78. —— Vergleichende Physiologie.
79. Rautmann, H. Einfluß der Temperatur auf das Größenverhältnis von Protoplasmakörper zum Kern. Exp. Untersuchungen an Paramec. caud. Arch. f. Zellf. 3. 1909.
80. Rhumbler, L. Über Entstehung und Bedeutung der in den Kernen vieler Protozoen und Keimbläschen der Metazoen vorkommenden Binnenkörper (Nucleolen usw.). Zeitschr. f. wiss. Zool. 56. 1895.
81. Rohde, E. Untersuchungen über den Bau der Zelle. I. Kern und Kernkörper. Zeitschr. f. wiss. Zool. 73. 1903 (Lit.).
82. —— Zelle und Gewebe in neuem Lichte. Vortr. u. Aufs. v. Roux. 20. 1914.
83. Rubner, M. Über die Beteiligung endocellulärer Fermente an Energieverbrauch der Zelle. Sitzb. Akad. Berlin. 1912.
84. —— Grundlagen einer Theorie des Wachstums der Zelle nach Ernährungsversuchen an der Hefe. Sitzb. Akad. Berlin. 1909.
85. Růžicka, V. Der morphologische Metabolismus des lebendigen Protoplasma. Arch. f. Entwicklungsmech. 21. 1906.
86. —— Struktur und Plasma. Merkel-Bonnets Ergebnisse. 16. 1907 (Lit.).
87. —— Das Chromatin und Plastin in ihren Beziehungen zur Regsamkeit des Stoffwechsels. Festschr. f. R. Hertwig. I. 1910.
88. Scharfenberg, M. v. Studien und Experimente über die Eibildung und den Generationscyclus von Daphnia magna. Internat. Rev. d. ges. Hydrobiol. biol. Suppl. 2. 1910 (Lit.).
89. —— Weitere Untersuchungen an Cladoceren. Ebenda. Biol. Suppl. 6. 1914.
90. Schaxel, J. Die Leistungen der Zellen bei der Entwicklung der Metazoen. Jena 1915 (Lit.).
91. Schücking. Sind Zellkern und Zellplasma selbständige Systeme? Arch. f. Entwicklungsmech. 22. 1906.
92. Strohl. Polyphemusbiologie, Cladocereneier und Kernplasmarelation. Intern. Rev. d. ges. Hydrob. 1. 1908.

93. Verworn, M. Die physiologische Bedeutung des Zellkernes. Pflügers Arch. 51. 1892.
94. —— Die Lokalisation der Atmung in der tierischen Zelle. Festschr. z. 70. Geb. E. Häckels. 1904.
95. Warburg, O. Beiträge zur Physiologie der Zelle, insbes. über die Oxydationsgeschwindigkeit in Zellen. Ergebnisse d. Physiol. 14. 1914 (Lit.).
96. Weismann, A. Beiträge zur Naturgeschichte der Daphnoiden. Leipzig 1876—79. (Zeitschr. f. wiss. Zool.)
97. —— Vorträge über Deszendenztheorie. I, II. Jena 1913.
98. Woltereck, R. Über Veränderung der Sexualität bei Daphniden. Intern. Rev. d. Ges. Hydrobiol. 4. 1911 (Lit.).
99. Woodruff, L. L. The effect of excretion products of Paramaecium on its rate of reproduct. Journ. exp. Zool. 10. 1911.
100. Woodruff, L. L. und Erdmann, Rh. Vollständige periodische Erneuerung des Kernapparates ohne Zellverschmelzung usw. Biol. Centralbl. 34. 1914.
101. Zwaardemaker, H. Die im ruhenden Körper vorgehenden Energiewandlungen. Ergeb. d. Physiol. 5. 1906 (Lit.).
102. —— Die Energetik der autochthonen, periodischen Lebenserscheinungen. Ergebn. d. Physiol. 7. 1908 (Lit.).

Während des Druckes erschien:

Korschelt, E. Lebensdauer, Alter und Tod. Jena 1917.
Rössle. Über das Altern. Naturwiss. Wochenschr. N. F. Bd. 16, Heft 18, 1917.

Auf beide Arbeiten sei nachdrücklichst hingewiesen.

Tafelerklärung.

Sämtliche Figuren mit Abbeschem Apparat entworfen stellen typische Mittelformen dar. Figuren der Taf. I, II nach mit Hämatoxylin-Eosin gefärbten 5 μ dicken Schnitten, Taf. III, Fig. 52—53 nach dem frischen Objekt mit geringem Essigsäurezusatz, Fig. 63, 64 nach gefärbten Schalenpräparaten. Vergrößerung 1000fach (homog. Im. $^1/_{12}$, Oc. 4) bzw. 2000fach (homog. Im. $^1/_2$, komp. Oc. 12).

(Bezüglich der Körpergröße der Tiere zu verschiedener Zeit vergleiche man die Tabellen im Text; Einflüsse dieser Art auf die Zellgröße sind jedoch möglichst ausgeschlossen.)

Tafel I.

Fig. 1—3. *Sida crystallina* ♀, Darmzellen, Flächenschnitt. Vergr. 1000fach. Fig. 1 vom Ebryo, Fig. 2 mittelgroßes geschlechtsreifes und Fig. 3 sehr großes Tier.

Fig. 4—6. *Sida crystallina* ♀, Temporalvariation der Darmzellen. Aus Teich I. Vergr. 1000fach.

Fig. 4. Tier vom 2. Mai 1915. Flächenschnitt.
Fig. 5. Tier vom 1. September 1915.
Fig. 6. Tier vom 7. November 1915.

Fig. 7—9. Ebendasselbe, nur mediane Darmlängsschnitte.

Fig. 10—12. *Sida crystallina* ♀, Temporalvariation der Darmzellen, aus Teich II. Flächenschnitte, Vergr. 1000.

Fig. 10. Tier vom 2. Mai 1915.
Fig. 11. Tier vom 7. Juli 1915.
Fig. 12. Tier vom 7. November 1915.

Fig. 13—15. *Sida crystallina* ♀. Stützzellen des Auges. Sagittalschnitte, Vergr. 2000fach.

Fig. 13. Tier vom 2. Mai 1915.
Fig. 14. Tier vom 7. Juli 1915.
Fig. 15. Tier vom 7. November 1915.

Fig. 16—19. *Daphnia longispina* var. *longisp.* ♀, Teich I. Darmepithel-Flächenschnitte, Vergr. 2000fach.

Fig. 16. Tier vom 7. Juli 1915.
Fig. 17. Tier vom 4. August 1915.
Fig. 18. Tier vom 7. November 1915.
Fig. 19. Tier vom 27. Dezember 1915.

Fig. 20—23. *Daphnia longisp.* var. *longisp.* ♀. Teich II. Darmflächenschnitte, Vergr. 2000fach.

Fig. 20. Tier vom 2. April 1915.
Fig. 21. Tier vom 2. Mai 1915.
Fig. 22. Tier vom 7. Juli 1915.
Fig. 23. Tier vom 7. November 1915.

Tafel II.

Fig. 24, 25. *Sida crystallina* ♀, aus Teich I. Ganglienzellen aus dem Ggl. opticum, Vergr. 2000fach.

Fig. 24. Tier vom 2. Mai 1915.
Fig. 25. Tier vom 7. November 1915.

Fig. 26—30. *Daphnia pulex* var. *obtusa* ♀, aus Tümpel I. Darmepithel-Flächenschnitte (Stelle IV), Vergr. 2000fach.

Fig. 26. Tier vom 3. Juni 1915 (Fig. 31).
Fig. 27. Tier vom 4. August 1915 (Fig. 32).
Fig. 28. Tier vom 4. Oktober 1915 (Fig. 33).
Fig. 29. Tier vom 7. November 1915.
Fig. 30. Tier vom 27. Dezember 1915 (Fig. 34).

Fig. 31—34. Ebendasselbe nur mediane Darmlängsschnitte (siehe oben).

Fig. 35—38. *Daphnia pulex* var. *obtusa* ♀, mediane Darmlängsschnitte (Stelle I), aus Tümpel II, Vergr. 2000fach.

Fig. 35. Tier vom 2. April 1915.
Fig. 36. Tier vom 3. Juni 1915.
Fig. 37. Tier vom 4. August 1915.
Fig. 38. Tier vom 7. November 1915.

Fig. 39—41. *Daphnia pulex* ♀. Verhalten der Darmepithelzellen während des individuellen Wachstums, mediane Längsschnitte. Vergr. 2000fach.

Fig. 39. Sehr großes altes Tier (vom 15. Mai 1915).
Fig. 40. Mittelgroßes Tier (vom 15. Mai 1915).
Fig. 41. Kleines (geschlechtsreifes) Tier (vom 15. Mai 1915).

Fig. 40, 42—44. *Daphnia pulex* ♀, aus demselben Tümpel (III) wie vorhergehende. Vergr. 2000fach. Temporalvariation.

Fig. 40. Tier vom 14. Mai 1914.
Fig. 42. Tier vom 2. August 1914.
Fig. 43. Tier vom 30. Oktober 1914.
Fig. 44. Tier vom 15. September 1913.

Fig. 45—48. *Daphnia pulex-obtusa*, aus Tümpel IV. Darmepithel, mediane Längsschnitte (Stelle I). Vergr. 2000fach.

Fig. 45. Tier vom 2. April 1915.
Fig. 46. Tier vom 7. Juli 1915.
Fig. 47. Tier vom 1. September 1915.
Fig. 48. Tier vom 7. November 1915.

Fig. 49—51. *Daphnia pulex* var. *obtusa* ♀, aus Tümpel I. Ganglienzellen aus dem Gehirn. Vergr. 2000fach.

Fig. 49. Tier vom 3. Juni 1915.
Fig. 50. Tier vom 4. August 1915.
Fig. 51. Tier vom 27. Dezember 1915.

Tafel III.

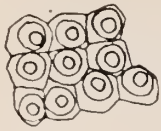
Fig. 52—54. *Bosmina longirostris* ♀. Mai 1916, Verhalten der Darmepithelzellen (Flächenansicht, Stelle I) beim individuellen Wachstum. Vergr. 1000fach.

Fig. 52. Ganz großes altes Tier.
Fig. 53. Mittelgroßes Exemplar.
Fig. 54. Ganz junges, eben erst aus dem Brutraum gekommenes Tier.

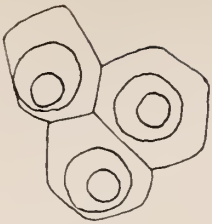
Fig. 53, 55—58. *Bosmina longirostris*. Temporalvariation der Darmepithelzellen. Vergr. 1000fach.

Fig. 53. Tier vom 4. Mai 1916.
Fig. 55. Tier vom 5. Juni 1916.
Fig. 56. Tier vom 27. Juli 1916.

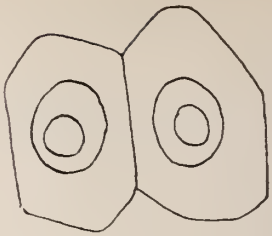
Fig. 57. Tier vom 25. August 1916.
Fig. 58. Tier vom 27. September 1916.
Fig. 59—62. *Bosmina longirostris* ♀. Verhalten der Darmzellen (Stelle I, Flächeransicht) bei experimenteller Kultur in Chemikaliensolutionen. Vergr. 1000fach.
Fig. 59. Von einem Tier der Normalkultur.
Fig. 60. Kultur in ameisensaurem Natrium.
Fig. 61. Kultur in Wasser mit $CaCO_3$ und $CaSO_4$ gesättigt.
Fig. 62. Kultur in Bromkalium.
Fig. 63, 64. *Chydorus sphaericus* ♀. Schalenhypodermiszellen, Temperaturkulturen. Vergr. etwa 390mal.
Fig. 63. Aus der Kältekultur.
Fig. 64. Aus der Wärmekultur.



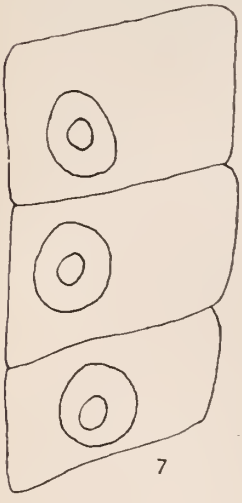
1



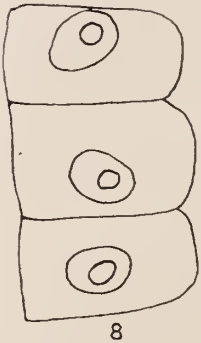
2



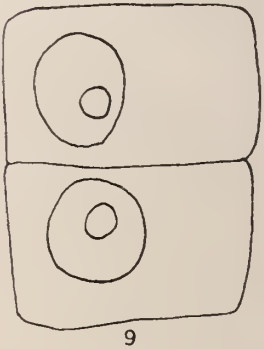
3



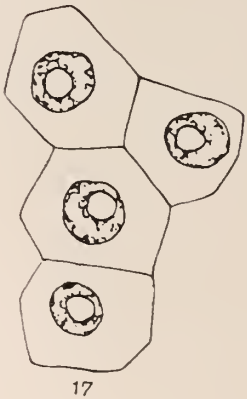
7



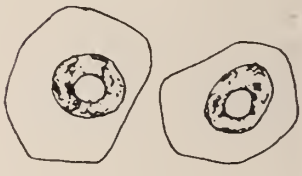
8



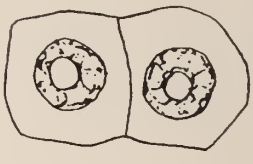
9



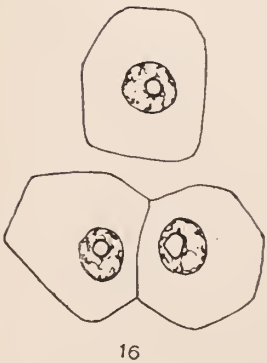
17



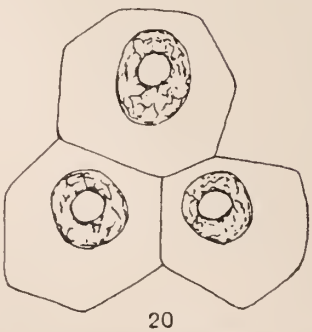
18



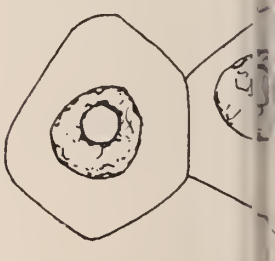
19



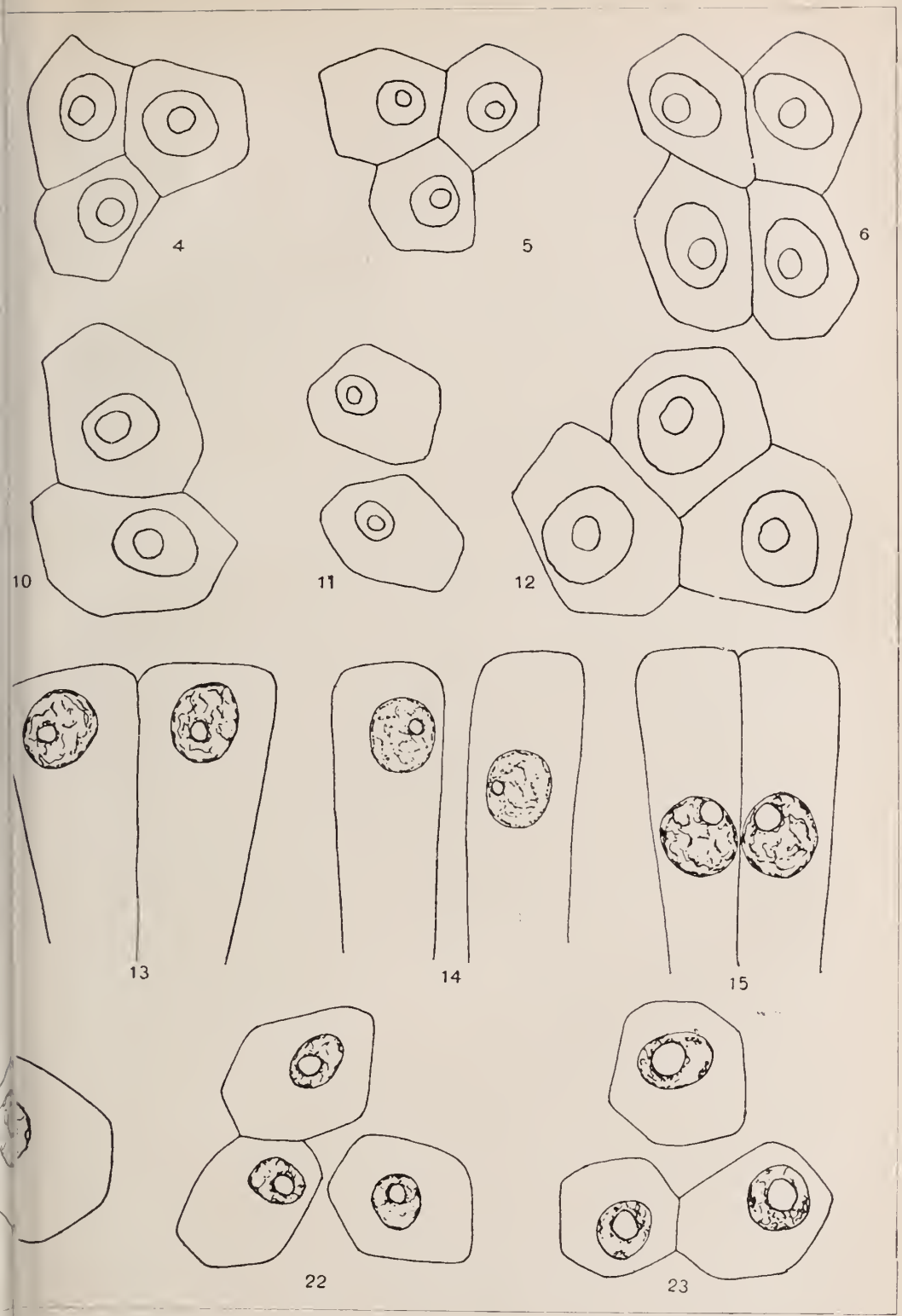
16



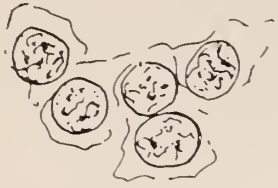
20



21

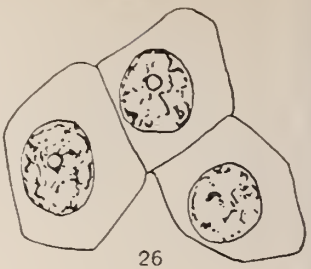


gelmann in Leipzig.

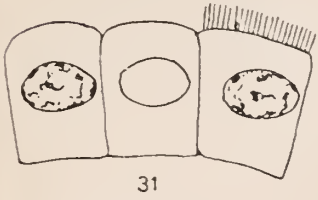


24

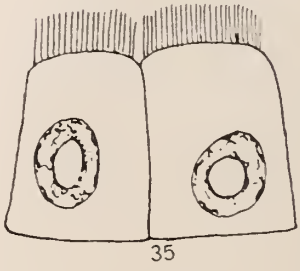
25



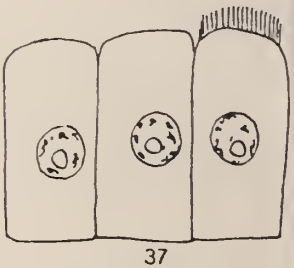
26



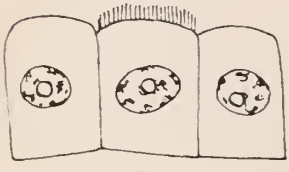
31



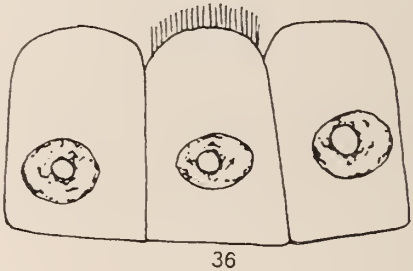
35



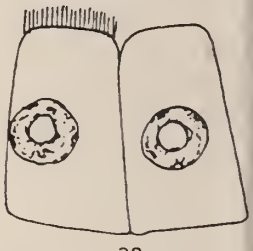
37



32

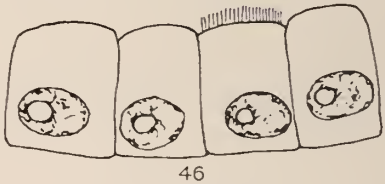


36

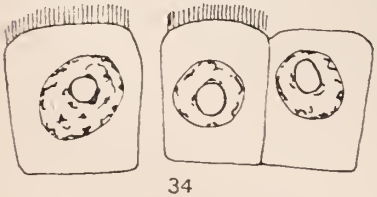


38

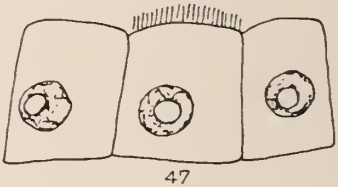
33



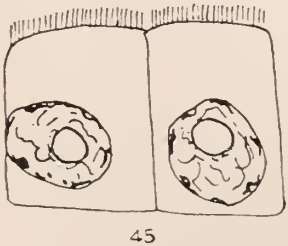
46



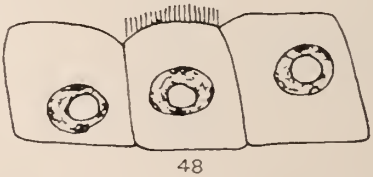
34



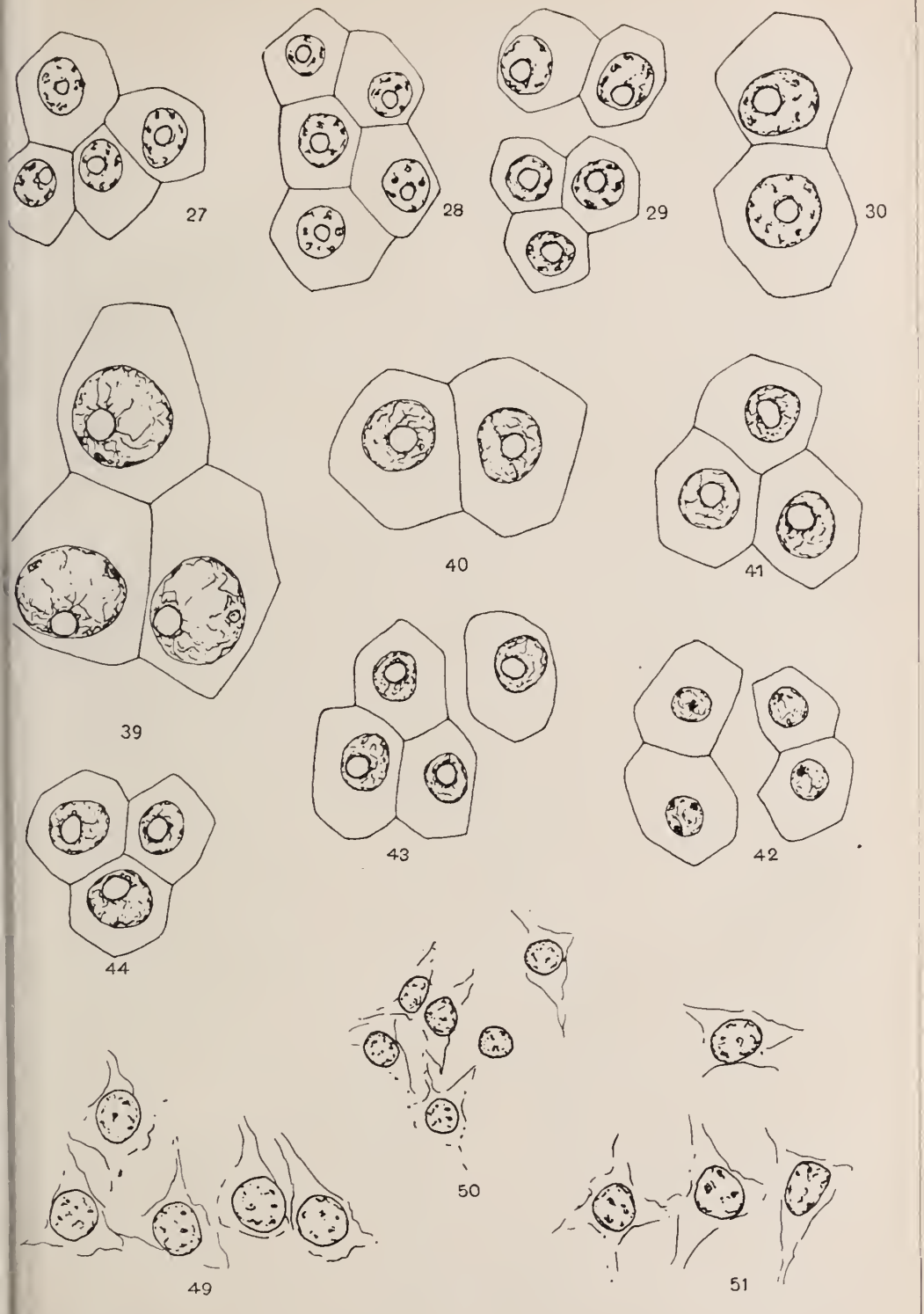
47



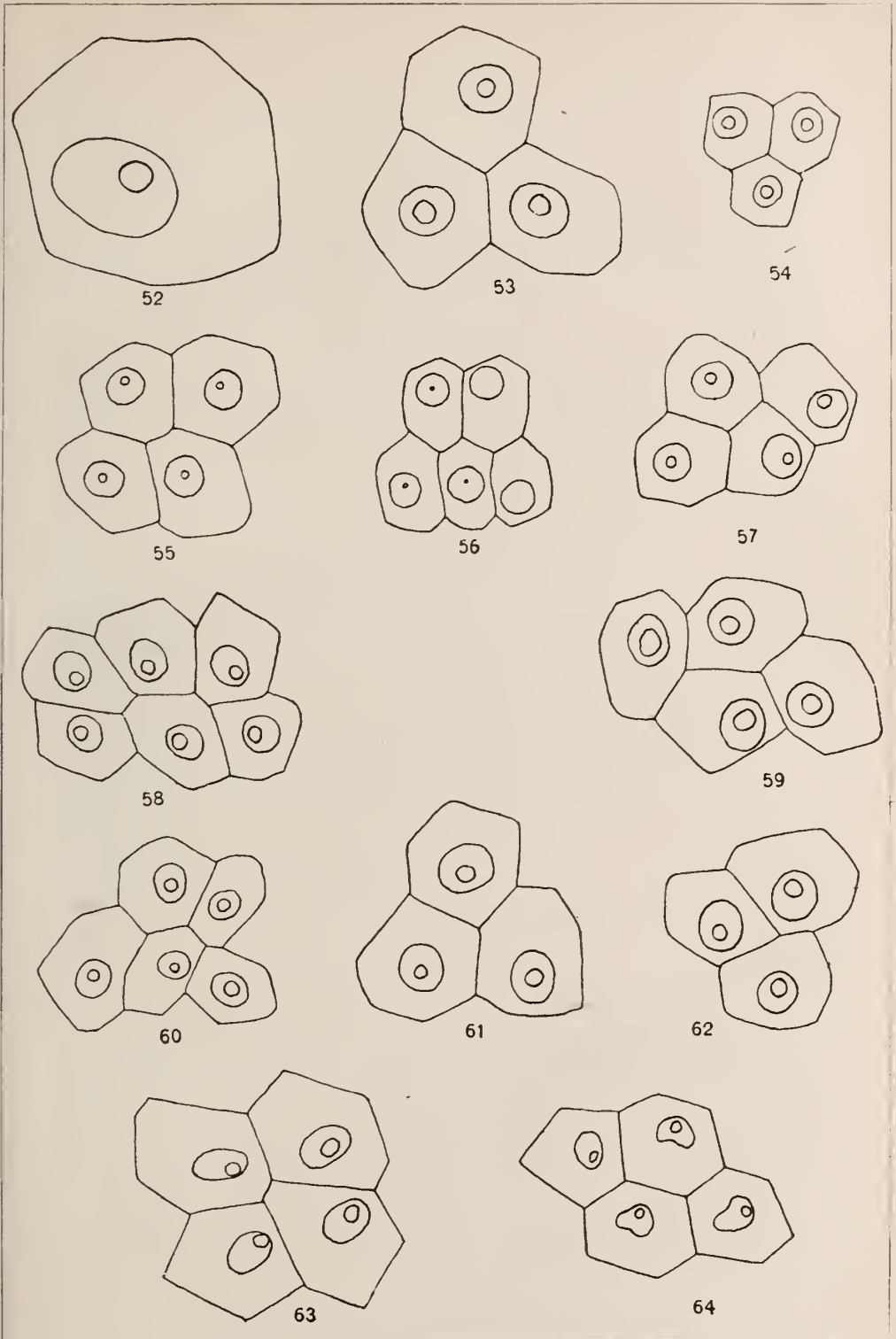
45



48



elmann in Leipzig.


52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64

Über den sogenannten Dotterkern der Amphibien.

Von

Helene Gajewska.

Aus dem histologischen Institute der Jagellonischen Universität in Krakau
Vorstand: Prof. Dr. Maziarski.

Mit Tafel IV.

Inhaltsangabe.

Seite

1. Einleitung und Literatur 95
2. Material und Methoden 101
3. Spezieller Teil 101
4. Allgemeiner Teil 104
   a) Beziehung des Dotterkerns zu den ooplasmatischen Strukturen und seine Genese.
   b) Dotterkern und Attraktionssphäre.
   c) Vergleichung eigener Befunde mit denjenigen von Lams und Jörgensen.
   d) Dotterkern und Nukleolen.
5. Zusammenfassung 116

Literaturverzeichnis 117

Figurenerklärung 119

1. Einleitung und Literatur.

Bei den Untersuchungen der Geschlechtszellen bietet sich noch immer eine Reihe ungelöster Fragen. Eines dieser vielen Probleme der Oogenesis ist der Dotterkern (Balbianischer Kern, noyau vitellin, corps vitellin) selbst. Als Dotterkern wurden schon verschiedene Dinge beschrieben, die bei zahlreichen Tierarten im Ooplasma während der Entwicklung des Eies auftreten, die aber miteinander nichts gemein haben. Man suchte bei vielen Tieren ein analoges Gebilde, wie man ein solches bei *Tegenaria* und Myriapoden findet. Doch sind unsere Kenntnisse über seine Entstehung, Bedeutung und Rolle, wie wir weiter unten sehen werden, lückenhaft

und wir begegnen in der Literatur über dieses Gebilde ganz widersprechenden Ansichten[1]).

So betrachten manche Gelehrte, der Idee Balbianis folgend, den Dotterkern als Centrosom mit einer Attraktionssphäre und schreiben ihm eine Aktivität in der Entwicklung des Eies zu (Balbiani, 2; Mertens, 29; Van der Stricht, 42—50; Gurwitsch, 15; Sonnenbrodt, 40; Loyez, 26).

Andere fassen als Dotterkern Chromatingebilde von nukleärer Abstammung auf (Leydig, 23; Balbiani, 2; Sabatier 1883: Van Bambeke, 3—5; Loyez, 24, 25; Schmidt, 36; Goldschmidt, 13; Moroff, 31).

Ferner wurden ausgewanderte Nukleolen als Dotterkerne gedeutet (Henneguy, 16; Woltereck, 55; Loyez, 24). Henneguy (17) zählt den Balbianischen Kern zu den Pyreno-Plasmosomen, welche ebenso vom Kern wie vom Plasma abstammen können.

Die Genese des Dotterkerns ist aber vielen Forschern unbekannt (Iwakawa, 18; Schultze, 37; Skrobansky, 39; Lams, 21; Winiwater, 54; Rabl, 33; zum Teil auch Schmidt, a. a. O., und andere).

Diese Widersprüche in den Befunden über den Balbianischen Kern bestehen nicht nur innerhalb verschiedener Tierklassen, sondern sogar innerhalb einzelner Ordnungen und Familien der Tiere von systematischer Verwandtschaft, wie z. B. bei den Amphibien. — Im folgenden soll nur kurz über die Resultate dieser Forschungen mit Bezug auf mein Material berichtet werden.

Cramer (1848) und Carus (1850) sehen in der Nachbarschaft des Kernes von *Rana temporaria* körnige Gebilde; der letztere bezeichnet sie als erster als »Dotterkern« und sieht darin eine analoge Bildung zu dem von Wittich (1845) bei *Lycosa* und *Tegenaria* entdeckten Gebilde, welches Eduard Milne (1887) »vésicule de Balbiani« zu Ehren Balbianis nennt, da Balbiani diesem Gebilde (»un corps intraovulaire«), um welches sich die körnigen Dottergebilde anhäufen, besondere Aufmerksamkeit zuwandte.

Das Vorhandensein des Dotterkerns konstatierten bei den Amphibien Leuckart (1853, Frosch), Allen Thomson (1859, Frosch). Sie schreiben ihm einen Einfluß und eine Rolle auf die Entstehung des Dotters zu.

Bei den Amphibien und Teleostiern sieht auch Waldeyer (1870) und Valaoritis (1882) den Dotterkern, und der letztere schreibt ihm

[1]) Es ist nicht meine Absicht, eine lückenlose Zusammenstellung der Arbeiten, die den Dotterkern betreffen, zu geben. Ich beschränke mich nur darauf, die wichtigsten Auffassungen über dieses Problem anzuführen.

beim Feuersalamander eine dem Kern, aus dem er stammt, ebenbürtige Rolle zu.

Iwakawa (a. a. O.) kann sich nicht entschließen, dem ovalen Körper, welcher auf einer Seite des Oocytenkerns von *Triton pyrrhogaster* liegt und nicht in allen Eiern sichtbar ist, eine besondere Bedeutung zuzuerkennen.

Schultze (a. a. O.) verfolgte die Entwicklung des Dotterkerns bei einem im Mai erbeuteten Exemplar von *Rana fusca*. Er konnte die frühesten Stadien bei diesem Tiere nicht beobachten und fand, daß sich Körnchen von dem ovalen Dotterkern loslösten, »der sich mehr von dem Keimbläschen entfernt hatte. Diese« (sc. die Körnchen) »verbreiteten sich in einer konzentrischen dunkeln Zone um das Keimbläschen. Die Membran des letzteren erschien wellig, und um dasselbe war eine körnchenfreie Zone entstanden. Auf weiterem Stadium hatten sich in die betreffende dunkle Zone mehr und mehr Körnchen abgelöst und schließlich war die Stelle, wo der Dotterkern gelegen, kaum mehr in der Körnchenzone zu erkennen«.

Leydig (a. a. O.) gibt keine Auskunft über die wirkliche Bedeutung der Häufchen von Körnern, welche man, sofern sie größer sind, als Dotterkerne betrachten kann.

Über seine an dem Dotterkerne der Amphibien gemachten Beobachtungen berichtet Schütz (38) folgendes: »Der beim braunen Frosch schon seit V. Carus und H. Cramer gekannte Körper, der von Balbiani im Eierstock des grünen Frosches vermißt wurde, fand sich (im August) in zwei Exemplaren derselben. Er besteht auch hier aus einem einzigen dunklen Klumpen punktförmiger Körnchen. In den jüngsten Eiern ist er nicht vorhanden. Anfangs ist der Körnchenhaufen eine Kugel. Er wächst mit der Größe des Eies, wird dabei immer ovaler, schließlich länglich und rückt immer näher an die Eihaut, bis er parallel oder an derselben fest anliegt (Fig. 13). Ähnliches Verhalten zeigt der Dotterkern beim *Triton cristatus* (Fig. 14), nur sind die Körnchen größer, stark lichtbrechend und erscheinen bei starker Vergrößerung nicht als Punkte, sondern als kleine Kreise. Ferner findet man in demselben Eierstock Eier von verschiedener Größe, die nicht einen einzelnen großen Dotterkern besitzen, sondern von unzähligen, unregelmäßigen Körnchenhaufen auf ihrer Oberfläche besetzt sind (Fig. 14d), wie dies beim Myriapodenei beschrieben wurde. Wo der Dotterkern bei *Triton cristatus* in der Einzahl auftritt, variiert er ungemein in seiner Größe, wenn man Dotterkerne gleich großer Eier vergleicht. Eier von *Bufo cinereus* enthielten (im August) nichts derartiges.«

Nach Will (52) sind die bei den Amphibien als Dotterkerne beschriebenen Gebilde ausgewanderte Nukleolen.

Henneguy (16) findet bei *Rana temporaria* in der Nachbarschaft des Kernes den Balbianischen Kern als eine körnige Masse, die sich mit Osmiumsäure und Safranin deutlicher als ihre Umgebung färbt. Diese Masse zeigt oft einen sehr komplizierten Bau. Oft sieht man in ihrem Innern ein stärker gefärbtes Körperchen, welches er mit dem Centralkörperchen des Dotterkerns bei der Ratte und beim Meerschweinchen identifiziert. Im Innern dieser körnigen Masse findet man Stäbchen, »bâtonnets«, die auf sehr verschiedene Weise gebogen erscheinen. Henneguy sah jedoch beim Triton nichts, was auch nur im entferntesten dem Dotterkern entsprechen könnte. Über die Genese dieses Gebildes bei den Amphibien konnte er zu einem entscheidenden Resultat nicht kommen. — Von Bedeutung für die Frage nach der Herkunft des Dotterkerns sind seine Befunde über die Oocyten bei *Syngnatus*. Diese lauten: »C'est très probablement une partie de la tache germinative ou une tache germinative entière, qui sort de la vésicule pour pénétrer dans le vitellus.« »La petite masse nucléaire, qui au moment de son expulsion conserve le caractère des nucléoles, même refringence, même coloration se modifie petit à petit; elle commence par augmenter de volume et s'entoure d'une zone de protoplasme modifié, qui devient plus refringent et présente plus d'affinité pour les matières colorantes (mammifères) ou offre une structure spéciale (grénouille) ou enfin il se remplit de granulations provenant de la desagrégation de la masse nucléaire (*Syngnatus*). Puis l'élément constitué par la masse nucléaire et la zone protoplasmique, qui l'entoure perd peu à peu son affinité pour les matières colorantes et présente les réactions qui lui sont spéciales.« —

Die Arbeit von Schmidt (a. a. O.) entscheidet die Frage nach dem Dotterkern beim *Proteus* nicht, und es wird darin nur beiläufig erwähnt, daß er aus dem Kern stammt. Genauere Angaben über seine Bedeutung fehlen.

Von Lams (22) wurde die Entwicklung des Dotterkerns bei *Rana* untersucht. Nach seinen Forschungen ist der Dotterkern der Amphibien die Attraktionssphäre, welche schon in den jüngsten Keimzellen (in den sich teilenden Oogonien) vorhanden ist. Unmittelbar nach der Teilung der Oogonien im Plasma der Oocyten »à noyau pulvérulant« findet sich bei *Rana fusca* die Attraktionssphäre in Gestalt eines Bläschens mit einem oder zwei färbbaren Centralkörperchen (»corpuscule central«). Sie liegt im verdichteten Plasma, »qui affecte la forme d'un croissant et contient une grande quantité de granulations colorables«, welche eben Mitochon-

drien sind. »Ces microsomes qui existent en grande abondance serrés les uns contre les autres dans le cytoplasme condensé entourant le corps vitellin-sphère attractive, forment une véritable masse vitellogène.« — In älteren Oocyten stellt jene »masse vitellogène« eine Ansammlung von Mitochondrien vor, daher sagt der Forscher weiter: »Il s'agit d'un véritable corps mitochondriale«; dieser Körper entsendet Fortsätze gegen die Peripherie des Eies und steht so mit der peripherischen Anhäufung der Mitochondrien und Chondriomiten (»couche mitochondriale ou exoplasme«) in Verbindung. Im weiteren Verlauf hört die vitellogene Masse auf, den Dotterkern zu umgeben und nimmt die Form eines U an. Der Dotterkern verschwindet scheinbar. — Aus den Beobachtungen dieses Forschers geht hervor, daß die beim Frosch beschriebenen Körnerhaufen der »masse vitellogène« und das Gebilde, welches sich im Innern derselben befindet, dem »corps de Balbiani proprement dit« homolog sind.

Eine andere Auffassung über den Dotterkern der Amphibien (*Proteus*) vertritt Jörgensen (19). Der Dotterkern beim *Proteus* ist ein kompliziertes Gebilde; er ist nämlich ein Adhäsionskonglomerat, das aus fünf ihrer Herkunft nach ganz verschiedenen Substanzen besteht: 1. aus einem Centrosom, 2. den von der letzten Teilung der Oogonien übertragenen Mitochondrien, 3. aus Chromatin, das aus dem Kern im Bukettstadium ausgewandert ist. 4. aus interimistischem Fett und 5. aus den Produkten, welche aus dem Auf- und Abbau des Fettes und des aus dem Kern ausgestoßenen Chromatins herkommen. Diese Substanzen halten zusammen dank der Wirkung des Centrosoms und ihrer Adhäsion. Dieses Konglomerat hält Jörgensen für den »echten Dotterkern«, im Gegensatz zu dem in älteren Oocyten vorübergehend entstehenden Konglomerat von Eiweißsubstanzen, welches aber den von Schultze (a. a. O.) Leydig (23), Schütz (a. a. O.) als Dotterkern beschriebenen körnigen Gebilden und nach Zeichnungen zu urteilen der »masse vitellogène« von Lams (a. a. O.) entspricht. Jörgensen verwirft die Existenz einer vitellogenen Substanz; sein echter Dotterkern hat mit der Dotterbildung nichts zu schaffen: »Eine genetische Beziehung zwischen der Substanz dieses Gebildes, als einer Art Matrix, mit den später auftretenden definitiven Eiweißgranula und Fetttropfen scheint nach den morphologischen Befunden nicht zu existieren.« — Alle Substanzen des Dotterkerns vom *Proteus* mit Ausnahme des Centrosoms gehen in Fett und dann in Ooplasma über, im Gegensatz zum Dotterkern des Frosches von Lams, wo wir eine Vermehrung der Mitochondrialsubstanzen haben, die in der Zelle dank der Attraktionssphäre erzeugt wurden.

Aus dieser historischen Darstellung geht hervor, daß die ganze Frage

über die Beteiligung und die Aufgabe des Dotterkerns von Amphibien bei der Bildung von Deutoplasma dunkel und durchaus nicht gelöst ist. Dies gilt aber nicht nur für die Amphibien, sondern auch für andere Tiere.

Ich will noch in Kürze die Literaturangaben über die Rolle des Dotterkerns zusammenfassen.

Viele Forscher wie Leydig (a. a. O.), Loyez (a. a. O.), Lams (a. a. O.), Winiwater (a. a. O.), Van der Stricht (a. a. O.) u. a. schreiben dem Dotterkern eine gewisse, tätige Rolle im Stoffwechsel der Eizelle zu.

Diese Rolle kann bei der Dotterbildung zum Vorschein kommen (Wittich, a. a. O.; Allen Thomson, a. a. O.; Lubosch, 27; Van der Stricht, a. a. O.; Lams, a. a. O.; Moroff, a. a. O.). — So sieht Van der Stricht (42) in demselben die bei der Bildung des Deutoplasmas tätige Attraktionssphäre, — eine ähnliche Rolle schreibt ihm Loyez (24) zu.

Voss (51) stellt sich vor, daß der Dotterkern der Acanthocephalen ein Reservelager des von außen aufgenommenen Materials ist, das nicht gleich in Plasma verwandelt worden ist und das zu weiterer Entwicklung in Dotter übergeführt wird.

Leydig (a. a. O.) und Jörgensen (a. a. O.) schließen aber den Anteil des Dotterkerns bei der Dotterbildung aus. Nach dem letzteren entartet dieser in Fett, wie schon oben erwähnt wurde.

Ähnlich fand Henneguy (a. a. O.) bei den Fledermäusen eine Fettdegeneration des Dotterkerns; bei andern Tieren verschwindet derselbe.

Woltereck (a. a. O.) schreibt ihm eine Bedeutung bei dem Wachstum und der Ernährung der Oocyte zu und betrachtet ihn als ein »nicht strukturiertes Stoffwechselprodukt«.

Goldschmidt (a. a. O.) meint, daß er die Rolle eines trophischen Kernes hat, im Gegensatz zu dem propagatorischen Kern der Zelle.

Moroff (a. a. O.) konstatiert sogar eine einfache Struktur des Kernes im Falle seines Vorhandenseins in der Zelle, da nach seiner Ansicht der Dotterkern das für das vegetative Leben der Zelle nötige Chromatin produzieren soll.

Bei den Vögeln geht der Dotterkern nach Sonnenbrodt (a. a. O.) in Latebra über.

Andere Forscher betrachten den Dotterkern als ein rätselhaftes Gebilde (Leuckart, a. a. O.; Waldeyer, a. a. O.; Leydig, a. a. O.), über dessen Rolle nichts Bestimmtes sich sagen läßt (Iwakawa, a. a. O.; Schultze, a. a. O.). Er ist ein vergängliches Gebilde (Schütz, a. a. O.), welches der Assimilation unterliegt und keine besondere Bedeutung für die Eizelle besitzt.

2. Material und Methoden.

Als Material dienten mir ausschließlich Tritonenovarien. Die zur Untersuchung benutzten Tiere stammten aus der Umgebung der Stadt Krakau. — Die Ovarien wurden herausgeschnitten und mit Zenkers Flüssigkeit, Bouins Mischung oder mit nach Benda modifiziertem Gemisch Flemmings fixiert. Bendas Flüssigkeit wurde oft warm (40—50° C.) angewandt. Die Stücke blieben in der Flüssigkeit bei Zimmertemperatur 3—6 Tage liegen, hierauf erfolgte die Wässerung. — Das Material war in Paraffin eingebettet und wurde in Schnitte von 3—5 μ zerlegt. — Es wurde hauptsächlich mit Eisenhämatoxylin nach Heidenhain, Hämalaun, Ehrlichs Hämatoxylin, Safranin oder Kristallviolett und Alizarin nach der Mitochondrienmethode Bendas gefärbt Als Nachfärbungen kamen Eosin, Lichtgrün, Orange und Bordeaux zur Anwendung.

3. Spezieller Teil.

In den Oocyten im Stadium des großen Wachstums erscheint der Dotterkern als schwach angedeutete Plasmaverdichtung, in welcher sich besonders in Präparaten nach Zenker eine äußerst charakteristische Struktur zeigt (Taf. IV, Fig. 1).

Diese Verdichtung (Kondensation) tritt in späteren Stadien immer deutlicher hervor und ist nicht selten von einer Menge von sich stark mit manchen Farbstoffen färbenden Fäden umgeben. Solche Fäden zeigen starke Affinität zu Heidenhains Hämatoxylin, färben sich mit Fuchsin und Safranin. — Bei anderen Färbungen treten sie nicht scharf hervor, weil sie die Farbstoffe entweder in gleicher Weise wie die Umgebung annehmen, oder ungefärbt bleiben. Nach Zweifachfärbung mit Ehrlichs Hämatoxylin + Eosin bekommen sie einen dunkelroten Ton, was darauf hinweist, daß sie aus cyano- und erythrophilen Substanzen zusammengesetzt sind.

Ähnliche Fäden konnte auch Lams (a. a. O.) bei *Rana* feststellen. Der Forscher identifizert sie mit dem Ergastoplasma Bouins, dem Plasma supérieur Prenants und den Pseudochromosomen Heidenhains sowie auch denen Van der Strichts.

Diese Fäden verbinden sich mit den mit winzigen Körnern beladenen Bälkchen, welche im Innern des Dotterkerns, in dieser Plasmaverdichtung, die mehr homogen ist und sich gleichmäßiger färbt als jene Bälkchen, liegen.

Die mit allerkleinsten Körnchen besetzten Bälkchen und eine homogene (sich gleichmäßig färbende) Substanz, das sind eben die Aufbaubestandteile des Dotterkerns der ersten Stadien.

Auf Grund genauerer Untersuchungen des Dotterkerns, die sich am

besten an Eisenhämatoxylinpräparaten durchführen läßt, kann nachgewiesen werden, daß jene weniger homogene Bälkchensubstanz sich durch große Affinität zu Heidenhains Hämatoxylin auszeichnet. Man sieht sie sogar an differenzierten Präparaten stark gefärbt, im Gegensatz zu der sie begleitenden, mehr homogen aussehenden Grundsubstanz. Diese entfärbt sich leichter und nimmt bei stärkerer Entfärbung saure Farbstoffe wie Orange auf, so daß daraus ein bräunlicher Farbton resultiert (Taf. IV, Fig. 2). — Nach der Mitochondrienmethode Bendas (Taf. IV, Fig. 6) nimmt sie eine violette Farbe an, also eine Mittelfarbe zwischen Alizarin und Kristallviolett, den Granula gegenüber, die sich mit Kristallviolett stark färben.

Die beiden in Taf. IV, Fig. 1 angedeuteten Bestandteile des Dotterkerns sieht man ganz deutlich im Innern des riesigen Dotterkerns in Fig. 4 und 8, Taf. IV, denn sie unterscheiden sich in einem und demselben Bilde im Farbenton und in der Struktur gut voneinander; wie uns aber die Übergangsbilder bei Vergleichung der folgenden Stadien belehren, stellen sie nur verschiedene Stufen einer und derselben Substanz dar.

In vorgerückten Stadien verwischen sich immer mehr jene Fäden, welche man oft an der Peripherie des Dotterkerns beobachten kann. — Wenn diese Fäden fehlen, sieht man deutlich die nach Eisenhämatoxylin dunkel erscheinenden Bälkchen des Dotterkerns (Taf. IV, Fig. 8) sich direkt mit den Bälkchen des ringsum liegenden Plasmas verbinden. Sie liegen immer in der sich schwächer und gleichmäßiger färbenden Substanz (Grundsubstanz) eingebettet. Die umliegenden plasmatischen Bälkchen sind auch mit ähnlichen Granulationen so wie die Dotterkernbälkchen beladen, nur ist die Zahl der Körnchen der plasmatischen Bälkchen viel geringer als die des Dotterkerns.

Die Bälkchenkörner des Dotterkerns sind anfangs so winzig, daß sie bei schwächeren Vergrößerungen eine einförmige Masse zu bilden scheinen, sie lassen sich aber bei stärkerer Vergrößerung an dünnen Schnitten und an günstigen und mehr differenzierten Präparaten bei Eisenhämatoxylinfärbung mit Sicherheit erkennen.

Beachtung verdient noch das Schicksal jener homogenen Grundsubstanz, welche die Dotterkernbälkchen begleitet. In späteren Stadien verändert sich ihre Struktur. Ihr bis dahin homogener Bau wird nun granulös, so daß sie endlich ganz den sich früher dunkler färbenden Dotterkernbälkchen ähnlich wird, obwohl sie längere Zeit in dem früheren Zustande verharren kann. Das Auftreten der Granulationen in der Grundsubstanz führt zu den Bildern des Dotterkerns, wo fast gar keine Spur davon vorhanden ist. Solche Bilder gehören zu den häufigsten. Ein solcher Dotter-

kern erscheint als ein Körnerkonglomerat, dessen Granula sich stark mit Heidenhains Hämatoxylin färben und oft so dicht beisammen angehäuft sind, daß man sie erst bei genauerer Betrachtung unterscheidet; immer aber lassen die peripherischen Teile des Dotterkerns (wo die Körnchen in geringerer Zahl vorhanden sind) urteilen, daß man hier mit Granulationen zu tun hat. — Aber wie gesagt, findet man auch häufig Bilder (Taf. IV, Fig. 4), wo man nicht etwa nichts unterscheidet, als nur ein Körnerkonglomerat, sondern auch solche, wo man die homogene Grundsubstanz ganz deutlich zu sehen bekommt.

Nach dem Stadium des Konglomerats von kaum sichtbaren, winzigen Körnern (Taf. IV, Fig. 3) beginnen die einzelnen Körner, die sich besser nach Anwendung von Bendas Methode zeigen, deutlicher sichtbar zu werden, und das Ganze stellt sich als ein Haufen von ganz gut sichtbaren Körnern dar (Taf. IV, Fig. 5).

Diese Haufen sind größtenteils dem Kern näher als der Peripherie der Zelle gelegen, obwohl dies durchaus nicht die Regel ist. — Die Körner wachsen, kleinere fließen vielleicht zu größeren zusammen. Man sieht Bilder des Dotterkerns, in welchem inmitten der kleineren Kügelchen sich größere finden. In dem Maße, wie die Kügelchen wachsen, verändert sich ihre Gestalt, sie verlängern sich, werden mehr elliptisch und verwandeln sich in wahre Dotterplättchen (Taf. IV, Fig. 7), die, wie die Schnittserien in einwandfreier Weise zeigen, in situ aus der Substanz des Dotterkerns entstanden und nicht etwa aus der Umgebung angeflogen sind.

So verwandelt sich der Körnerhaufen in einen Haufen von Dotterplättchen, die weiterhin noch lange einen solchen Haufen bilden können.

Im Dotterkern entstehen aber nicht nur Dotterplättchen, sondern auch Fettkügelchen in beträchtlicher oder auch in geringerer Zahl, und die letzteren schwärzen sich mit Osmiumsäure und heben sich in Präparaten, die mit Safranin oder mit Bendas Mischung gefärbt wurden, schön von der Umgebung ab (Taf. IV, Fig. 6).

Die beim Triton vorkommenden Dotterkerne weisen bedeutende Unterschiede in Form und Größe auf: es gibt ganz kleine Dotterkerne, wie z. B. solche Fig. 3, Taf. IV zeigt, noch bedeutend kleinere (erst bei Anwendung der Immersion gut sichtbare) und auch so riesig große wie der in Fig. 5, Taf. IV abgebildete, ja auch noch größere; es ist überhaupt unmöglich, hierin eine Regel aufzustellen. Auch ist das kolossale Wachstum des Dotterkerns durchaus nicht Regel: manche wachsen sehr stark, andere bleiben klein (und erfahren dennoch dieselben Veränderungen wie die größeren); es kommt also vor, daß man nicht selten winzige, meist aber kugelförmige Dotterkerne findet.

Aus dem Gesagten ist klar zu ersehen, daß in der Seriation dieser Gebilde weder deren Größe noch die Form (Gestalt) als Kriterium dienen können, sondern vielmehr deren Zustände, welche in der veränderten Struktur der weiteren Entwicklungsstadien ihren Ausdruck finden, und die damit im Zusammenhang stehende Färbung.

4. Allgemeiner Teil.

Die oben mitgeteilten mikroskopischen Befunde weisen auf die Rolle des Dotterkerns hin, es ergibt sich nämlich daraus, daß die Substanz dieses Gebildes in Dotterplättchen und Fett übergeht. — Es fragt sich nun, ob der Dotterkern in irgendwelcher Beziehung zu den in Oocyten vorkommenden plasmatischen Strukturen steht und was sich über seine Genese sagen läßt. — Bei den Untersuchungen dieser Strukturen haben wir gesehen (14), daß sich aus der perinukleären Ooplasmaverdichtung nach der Desorganisation des Basichromatins ein Ring entwickelt, welcher die aus dem Keimbläschen ausgewanderten Nukleolen, dann Mitochondrien, Chondriomiten, Chondriokonten, Fettkügelchen und Ergastoplasma enthält. Dieser Ring entspricht der »couche vitellogène«, »couche mitochondriale«, der »Mantelschicht«, der »couche paléale« anderer Forscher und stammt, die Nukleolen ausgenommen, von dem Keimbläschen nicht ab. In vorgerückten Stadien erfolgt die Ausbreitung dieses Ringes über das ganze Ooplasma in Form eines Netzes, welches nicht an allen Stellen gleichmäßig dick ist. Im weiteren Verlaufe der Entwicklung kommt an der Peripherie der Eizelle ein »Exoplasma« (Taf. IV, Fig. 8) zum Vorschein, das aus Chondriomiten, Mitochondrien und Ergastoplasma aufgebaut ist. Das Ergastoplasma macht den Mitochondrien und Chondriomiten gegenüber den Eindruck verdichteten Plasmas und läßt sich mit allen Fixierungsflüssigkeiten nachweisen. Es kann in größeren oder kleineren Anhäufungen, oft in Form eines Netzes (Taf. IV, Fig. 8) auftreten, aber eben dieses Ergastoplasma kann sich nicht nur im Exoplasma, sondern auch in den dem Keimbläschen näher liegenden Teilen der Oocyte anhäufen. Durch Assimilationsprozesse verwischt sich die Verbindung zwischen den einzelnen ergastoplasmatischen Anhäufungen, die dann einzeln im Ooplasma liegen und kein Netz bilden. — Solche Gebilde sind in Fig. 2, 6, 4, Taf. IV zu sehen und sind bereits oben beschrieben.

Meine Beobachtungen gestatten mir, die Genese des sogenannten Dotterkerns der Amphibien zu entscheiden. Seine Anlage ist schon in dem perinukleären Ringe (»couche mitochondriale«) zu suchen, denn seine Substanz stammt schon von dem Netze ab, das in einem bestimmten Zeitpunkte in den Oocyten zum Vorschein kommt. Als beweisführend

für diese Genese mögen mir solche Bilder dienen (Taf. IV, Fig. 8), in denen der dem Keimbläschen näher liegende Dotterkern sich mit unregelmäßigen Ausläufern mit den peripherischen, eben von dem perinukleären Ringe stammenden ergastoplasmatischen Anhäufungen verbindet und sogar in dieselben übergeht und auch selbst wie die peripheren Anhäufungen aus Ergastoplasma aufgebaut ist.

Es erscheint noch nötig hervorzuheben, warum der Dotterkern des Tritons in einem bestimmten Zeitpunkte mit dem peripherischen Ergastoplasma in einwandfreier Weise identifiziert werden kann. — Die mikroskopische Struktur und die weiteren Schicksale, sowie auch die Art des Färbens[1]), das sind die Faktoren, die bei dieser Beurteilung in Betracht kommen. So zeigen die peripheren ergastoplasmatischen Anhäufungen (Taf. IV, Fig. 8) den gleichen Bau wie der sogenannte Dotterkern, ja, sie erscheinen anfangs homogen wie dieser und werden erst dann körnig. Diese Körner erscheinen nicht gleichzeitig in der ganzen ergastoplasmatischen Anhäufung, so daß man in dem peripheren Ergastoplasma, wie auch im Dotterkern in einem gewissen Zustande die mehr homogene und die körnige Substanz beobachten kann (Taf. IV. Fig. 4 und 8). Wie man mit der Mitochondrienmethode nachweisen kann, sind diese winzigen Körner als Mitochondrien anzusehen. An den mit dieser Methode behandelten Präparaten erscheinen sie, dem sich violett färbenden Ergastoplasma gegenüber, himmelblau (Taf. IV, Fig. 6). — Es gibt noch ein Kriterium, das die Identität des peripheren Ergastoplasmas mit dem sogenannten Dotterkern unterstützt. — Geradeso wie der Dotterkern können auch die an der Peripherie der Oocyte liegenden Substanzen in Dotterplättchen und Fettkügelchen übergehen.

Wenn wir nun die oben angeführten Tatsachen erwägen und beachten, daß das von den früheren Forschern als »Dotterkern« beschriebene Gebilde verschiedene Formen und verschiedene Größe, ja auch verschiedene Lage haben kann, daß sich sein Vorhandensein in der typischen Form nicht in allen Eizellen konstatieren läßt, und wenn, dann nur von gewissen Entwicklungsstadien an, so müssen wir gestehen, daß der sogenannte Dotterkern des Tritons in seiner ersten Entwicklung eine Anhäufung von ergastoplasmatischen Substanzen darstellt. — Das Plasma kann im Augenblick des beginnenden Schaffens, zwecks leichteren Austausches seiner Bestandteile in den Molekülen, einen dichteren und mehr

[1]) Die Farbstoffe geben die gleiche Färbung dieser Substanzen. Die Zweifachfärbung mit Hämatoxylin-Eosin ergibt gemischte Färbung, die Mischung Bendas eine violette, Safranin und Fuchsin eine rote, Eisenhämatoxylin eine schwarze Färbung.

homogenen Bau annehmen, was eben zur Ergastoplasmabildung führt. Der sogenannte Dotterkern des Tritons ist eben in seiner ersten Entwicklung eine solche ergastoplasmatische Bildung, wird dann infolge des Erscheinens von winzigen Körnern ein Mitochondrienkonglomerat und verwandelt sich erst durch fortwährendes Wachstum der Mitochondrien und deren weitere Veränderungen in einen Haufen von Fettkügelchen und Dotterplättchen.

Die Mitochondrien färben sich nach der Methode Bendas azurblau, erst in den folgenden Entwicklungsstadien, wo die Umwandlung in Dotter stattfindet, rosarot und endlich orangegelb. — Nur an günstigen Präparaten lassen sich in instruktiver Weise die Farbenunterschiede in den sich entwickelnden Dotterplättchen verfolgen, und zwar begegnen wir hier Bildern, wie sie Russo (35), welcher den Dotter aus den Mitochondrien ableitet, bei den Säugetieren gefunden hat.

Das verschiedene Verhalten des Dotters gegen die Mischung Bendas steht offenbar mit den chemischen Veränderungen der wachsenden Plättchen im Zusammenhang, was auch durch die Färbung mit Eisenhämatoxylin nach Fixierung in Osmiumsäuremischungen bestätigt wird. Die stärkste Affinität zu Heidenhains Hämatoxylin ist nur für die jüngsten Stadien der Dotterplättchen charakteristisch, diese Affinität wird bei älteren Plättchen schwächer und bei den ältesten noch mehr; so entfärben sich reife Plättchen schnell in Eisenalaun und bewahren ihre grünliche Färbung von Osmiumsäure (Taf. IV, Fig. 5).

Es ist nun fraglich, ob der Dotterkern von Triton etwas mit der Attraktionssphäre und dem Centrosom zu schaffen hat. — Ehe ich zu dieser Frage komme, sei mir eine kleine Abschweifung gestattet.

Wenn wir die Literatur über die Oogenese durchsehen, so fällt es uns auf, daß die Forscher, welche sich mit der Frage des Dotterkerns beschäftigen, denselben in sehr frühen Entwicklungsstadien in der Eizelle finden. Rabl (34) bemerkt ihn schon in dem Synapsisstadium; Winiwater (53) in dem Pachytänstadium und besonders in den »diplotènes-« und den »dictyès«-Stadien. Van der Stricht (a. a. O.) hat ihn beim Kind schon im Plasma von Oocyten mit »protobroques«- und »deutobroques«-Kernen beobachtet. Moroff (a. a. O.) dagegen beim Zerfall von Spirem und Goldschmidt (a. a. O.) im Spiremstadium bemerkt. Besonders die Forscher, die die Auffassung vertreten, daß der Dotterkern eine Attraktionssphäre darstellt, machen darauf aufmerksam, daß man ihn »à partir du moment, où les cellules oogènes ont cessé de se multiplier«[1]) aufsuchen

[1]) Henneguy nach dem Zitat bei Lams (22).

soll. — In den Oocyten mancher Tiere geht dieser Dotterkernattraktionssphäre die sogenannte perinukleäre »couche vitellogène« (»couche palléale« von Bambeke) voran, und erst in ihrem breitesten Felde erscheint der Dotterkern; in den Oocyten anderer Tiere erscheint zuerst der Balbianische Kern und dann jene »couche mitochondriale« (»vitellogène«), wie es bei der Fledermaus (Van der Stricht, a. a. O.) oder bei den Fischen (Lams, 21) vorkommt.

Meine Untersuchungen stehen insofern mit diesen Beobachtungen im Einklang, als man auch bei Tritonen die Substanz, welche später den Dotterkern bildet, schon in Oocyten mit Pachytänkernen und noch früher in Gestalt von »couche mitochondriale« findet, obwohl das Ergastoplasma in diesen Stadien keine isolierten Anhäufungen bildet, wie es später stattfindet, und so die jüngsten Entwicklungsstufen des Dotterkerns vorstellt. — Doch ist in den Oocyten der Synapsisperiode[1]) und auch in älteren weder Centrosom noch Attraktionssphäre zu bemerken. Darum stehen meine Beobachtungen im Widerspruch mit den Anschauungen dieser Forscher, die annehmen, daß die Attraktionssphäre eine gewisse Rolle bei der Bildung von »couche mitochondriale« und der vitellogenen Substanzen, also ebenso bei der Dotterkern- und der Deutoplasmabildung spielt. — Die Ursache davon, daß die Attraktionssphäre in den Oocyten nicht sichtbar ist, könnte man einem solchen Fall zuschreiben, von welchem Van der Stricht berichtet: »Si on ne parvient pas à le mettre toujours en évidence dans les ovules plus developpés d'ovaires jeunes ou d'ovaires adultes, cela tient incontestablement à un défaut de technique, de fixateur ou de coloration.« — Doch diese Ansicht muß abgelehnt werden. Nach der Ansicht Van der Strichts selbst ist die beste Methode zum Nachweis des Balbianischen Kerns (Attraktionssphäre) die Mischung Flemmings bzw. Hermanns bei der Färbung mit Heidenhains Hämatoxylin. Wie schon in meiner früheren Arbeit (a. a. O.) bemerkt wurde, gaben mir Heidenhains Hämatoxylin und die modifizierte Fixierungsmethode Bendas die besten Resultate, wenn es sich um Fixierung und Färbung der plasmatischen Strukturen und der verkörperten Substanzen des Ooplasmas handelt. Ich hätte daher nach dieser Fixierung und Färbung wenigstens in einigen Fällen ein sichtbares Centrosom mit Attraktionssphäre erhalten und es wenigstens in denjenigen Stadien finden sollen, welche ein ähnliches Aussehen haben, wie die von Van der Stricht bei

[1]) Die Tatsache, daß in den Oocyten der Synapsisperiode keine Centrosomen zu finden sind, kann ebenfalls als eines der Argumente dienen, daß diese Stadien direkt durch Differenzierung des Chromatins des Kernes ohne Anteil der Mitose entstehen.

den Fledermäusen beschriebenen. — Wenn mithin die (nach der Beschreibung der Forscher) den Dotterkern begleitende Substanz ganz deutlich gut fixiert hervortritt[1]), warum sollten denn die Methoden, die besonders geeignet erscheinen, die Attraktionssphäre festzustellen, dieselbe nicht auch sichtbar machen können, wenn sie wirklich vorhanden wäre, da sie doch die sie immer begleitende Substanz (perinukleärer Ring) in den jüngsten Zellen fixieren. Van der Stricht sagt ja: »Si la couche vitellogène, qui apparaît en même temps est bien visible on le trouve au milieu de cette zone.« Und weiter: »Il constitue un veritable centre, autour duquel et sous l'influence duquel apparaît la couche vitellogène.«

Es kann auch der Umstand eintreten, daß die Attraktionssphäre in meinen Abbildungen unsichtbar ist, da sie an diesen Präparaten nicht angeschnitten wurde. Die Durchmusterung der folgenden Schnittserien ergab aber niemals ein Bild, welches dem Gebilde »Dotterkernattraktionssphäre« als Centralkörper, der in homogener Masse liegt und von verändertem Plasma umgeben ist, entsprechen würde, wie es z. B. Lams (a. a. O.) beim Frosch beschreibt[2]). — Solche Bilder des Dotterkerns hat Loyez (24) bei den Reptilien ebensowenig gefunden.

Es ist aber merkwürdig, daß selbst die Forscher, die das Centrosom bzw. die Attraktionssphäre als Spiritus movens der im Ooplasma stattfindenden Prozesse ansehen, es zur Zeit dieser Prozesse nicht mit wünschenswerter Deutlichkeit finden könnten, während man doch das Gegenteil erwarten müßte. Übrigens sind unsere Kenntnisse über das Centrosom so lückenhaft, daß diesem Gebilde eine solche Wirkung wohl kaum zugeschrieben werden könnte. — Wenn ich aber die Resultate der bisherigen Forschungen über den Keimstock bei verschiedenen Tieren zusammenfasse, konstatiere ich, daß diese Forscher größtenteils die weiteren Schicksale der Attraktionssphäre und des Centrosoms nicht kennen. Sie behaupten, daß die Attraktionssphäre schwindet und infolge der Veränderungen im Plasma unsichtbar wird. Ihre weiteren Schicksale sind weder Winiwater (a. a. O.) noch Jörgensen (a. a. O.) bekannt. Jörgensen (a. a. O.) hat beim *Proteus* selbst ein deutliches Centrosom nicht gesehen. »Wir haben das Centrosom nicht mit der absoluten Sicherheit finden können, wie Lams (1907) bei *Rana*«. King (a. a. O.) nimmt an, daß das Centrosom bei *Bufo* schon bei der letzten Oogonialteilung schwindet,

[1]) Es ist ja das »Dotterkernlager« Waldeyers.

[2]) »La sphère attractive s'est conservée dans le voisinage du noyau sous forme d'une petite vésicule d'aspect homogène assez foncée renfermant en son centre un corpuscule central très chromatique, parfois deux (fig. 5, pl. XVIII) et bordée d'une enveloppe, qui se colore plus fortement, que le cytoplasme ambiant« (Lams).

und sogar Van der Stricht (a. a. O.) kann nichts Bestimmtes über seine Rolle sagen: »Quoiqu'il en soit, pendant la seconde phase de l'accroissement de l'oocyte le corps de Balbiani devenu inpercible ne paraît jouer aucune rôle importante dans la génèse du vitellus.« Und weiter: »Le corps vitellin ne peut être considéré comme un organ inutile ...« »Au contraire c'est un organ indispensable à l'accroissement de l'oeuf, à la génèse du vitellus. Il n'intervient pas d'une façon directe à l'élaboration de ce dernier, mais il réside à sa génèse, la dirige. Il constitue un véritable centre autour duquel et sous l'influence duquel apparaît la couche vitellogène renfermant des éléments spécifiques qui atteignent un dégré de différentiation supérieure et aux dépens desquels se forment de parties constituantes bien déterminés du vitellus (vitellus formateur et vitellus nutritif).« Endlich sagt er: »Il est à remarquer cependant que l'évolution du corps vitellin nous est entièrement inconnue et que si longtemps, qu'il n'est pas démontré, que le centrosome de cet élément engendre lui aussi des parties constituantes bien déterminées du vitellus, son homologie avec l'idiosome n'est pas entièrement établie.« —

Mit Rücksicht auf die Angaben aus der Literatur und in Anbetracht des Umstandes, daß der Dotterkern vom Triton in der Anlage als Anhäufung von Ergastoplasma sich erst in späteren Stadien in der Zeit des großen Wachstums der Oocyte findet, im Stadium vor oder bei der Dotterbildung selbst, daß ich inmitten dieses Ergastoplasmas niemals ein Gebilde sah, daß dem Centrosom entspräche, muß ich unbedingt die Möglichkeit irgendeines Zusammenhanges des Dotterkerns beim Triton mit der Attraktionssphäre oder dem Centrosom ausschließen, welchem ich eine tätige Rolle in der Bildung von »couche mitochondriale« zuschreiben müßte, wozu ich keinen Grund habe. — Es gibt ja doch Zellen, in welchen sich mehrere Dotterkerne finden, und auch solche, die unter gleichen Bedingungen fixiert[1]), gar keinen enthalten; sollte etwa daher das Centrosom bzw. die Attraktionssphäre in den einen Zellen mehr aktiv sein als in den anderen?

Woher kommt es aber, daß die Forscher der Attraktionssphäre eine so große Rolle im Leben der Zelle zuschreiben?

Es ist bekannt, daß wir in den Keimzellen embryonaler oder neugeborener Tiere zahlreiche Karyokinesen finden, bei welchen die Attraktionssphäre mit dem Centrosom zum Vorschein kommt und nicht immer gleich nach der Oogonienteilung verschwindet, sondern eine Zeit-

[1]) Ich spreche von Eiern, welche sich auf einem und demselben Objektträger in einigen aufeinander folgenden Serien befinden.

lang im Ooplasma verbleibt[1]). Zu derselben Zeit erscheinen in den jüngsten Gonocyten Körner und Fäden (Mitochondrien und Chondriomiten bzw. Chondriokonten), deren Vorhandensein selbst bei der Zellteilung möglich ist (Czermak, 9; Meves, 30; D'Hollander[2]), 10—12; Benda, 6). — Diese Mitochondrien und Chondriomiten haben in diesem Stadium die Fähigkeit, sich um die Attraktionssphäre zu gruppieren, was jedoch nicht schon ein Beweis für die Aktivität des Centrosoms ist. — Wenn man nun berücksichtigt, daß in den weiteren Stadien die Mitochondrien, Chondriomiten und Chondriokonten sich bei noch oft erhaltener Attraktionssphäre rasch anhäufen, daß eben diese Substanzen von vielen Forschern für vitellogen gehalten werden, so ist es leicht zu erklären, daß man der Attraktionssphäre sogar eine Rolle bei der Vitellogenese zuschrieb. — Aber wie ich schon oben ausgeführt habe, kann ich mich dieser Anschauung nicht anschließen, ich muß vielmehr derselben, außer den früher angegebenen, noch folgende Tatsachen entgegenhalten:

1. Die Mitochondrien finden sich auch in indifferenten Zellen (Stadium der Keimzellen) vor ihrer Teilung, wo noch kein Centrosom und keine Attraktionssphäre vorhanden ist.

2. Die Attraktionssphäre kann nicht in der Regel die Bildung der vitellogenen Substanzen (»couche vitellogène«) »diriger«, denn bei manchen Tieren entwickelt sich zuerst die »couche vitellogène«, und erst dann erscheint darin der Dotterkern als Attraktionssphäre, wie dies in Oocyten des Menschen der Fall ist (Van der Stricht).

3. Bei anderen Tieren wie z. B. beim Triton, entwickelt sich die »couche vitellogène« trotz des Fehlens der Attraktionssphäre.

4. Die Aktivität des Centrosoms, die sich in der Gruppierung der Mitochondrien um die Pole der karyokinetischen Spindel äußert, läßt sich nicht überall feststellen. So ist bei *Paludina* die Beziehung der Chromidien zu dem »Centralkörperchen« nur von topographischer Natur, wie dies Popoff (32) angibt: »An der Fig. 123, Taf. VI ist nämlich zu sehen, daß die beiden Centrosomen gerade auf entgegengesetzter Seite der Chromidialanhäufung liegen.« In der Anmerkung lesen wir ferner: »Kürzlich konnte

[1]) Es können ja sogar ganze Partien der karyokinetischen Spindel lange in den Oocyten erhalten bleiben (Van der Stricht, 50; Maziarski, 28).

[2]) D'Hollander sieht sogar Pseudochromosomen in sich teilenden Oogonien, sowie auch »couche vitellogène«. Er sagt: »Rappelons nous que dans les oogonies en division on trouve une masse cytoplasmique compacte analogue, qui se divise en même temps, que le corps cellulaire sans participer à la formation de la figure achromatique; en égard à son aspect, sa génèse et son évolution nous l'avons identifié avec la couche vitellogène« (19tägiges Huhn).

auch Zweiger bei den Spermatocyten von *Forficula* die Unabhängigkeit zwischen Centrosom und Mitochondria (Chromidien) beobachten: die Centrosomen liegen nicht in dem Chromidialgebiete selbst, sondern in der Nähe desselben. Solche Fälle sind auch von Meves (1900, 1903) beschrieben worden.«

Zum Schluß dieses Abschnittes muß ich auf die strahlenförmige Anordnung des Plasmas (Taf. IV, Fig. 1), welche oft in der Umgebung des Dotterkerns zu sehen ist, aufmerksam machen. Diese ist nicht unbedingt die Folge der Wirkung der Fixierungsflüssigkeit, da im übrigen der Erhaltungszustand der Zellen tadellos ist, und man findet sie nur in früheren Entwicklungsstadien des Dotterkerns; sie tritt besonders deutlich nach der Mischung Zenkers hervor, aber nur in den jüngsten Stadien mit solcher Deutlichkeit, wie es Fig. 1, Taf. IV veranschaulicht. Solche Bilder erinnern an die Strahlen, die vom Centrosom ausgehen, nur fehlt hier ein Centrosom; mithin liegt die Ursache nicht in der Tätigkeit des Centrosoms. — Eine ähnliche Erscheinung fanden die Brüder Bouin (7, 8) bei der Entstehung von »corps paranucléaire« bei *Asterina gibbosa* und den Liliaceen. Sie sehen zuerst zahlreiche basophile Fäden, die in eine fädige Masse zusammenfließen, welche infolge »une sorte de gélification« sich in einen mehr »hyalinen« Körper verwandelt, den die Forscher »corps paranucléaire« nennen.

Der Ansicht von Bouin (a. a. O.) zufolge sollte man vielleicht jenen Fäden eine gewisse tätige, mir jedoch unbekannte Rolle zuschreiben als »expression morphologique d'une activité particuliaire du protoplasme«.

Es erübrigt noch, meine Ergebnisse mit den letzten Befunden von Lams (22) und Jörgensen (19) zu vergleichen, da diese Forscher auch die Oocyten der Amphibien, und zwar von *Rana* und *Proteus*, studiert haben, und in ihren Arbeiten dieselben Probleme wie ich behandeln. Da aber meine Untersuchungen in manchen Punkten von den Angaben Lams' (a. a. O.) und Jörgensens (a. a. O.) abweichen, halte ich es für angezeigt, etwas näher darauf einzugehen.

So entspricht das von mir als Dotterkern beschriebene Gebilde (wie man aus den Beschreibungen Lams' [a. a. O.] und aus den Zeichnungen schließen kann) nur der »masse vitellogène« beim Frosch (*Rana fusca*), es fehlt ihm jedoch die bei diesem Tier vorhandene Attraktionssphäre, welche nach den letzten Teilungen der Oogonien im Ooplasma verbleiben soll. Die Mitochondrien umgeben bei *Rana* die Sphäre (»sphère«) und bilden in vorgerückten Entwicklungsstadien den echten Mitochondrialkörper, welchen Lams »masse vitellogène« benennt, und die im Innern der »masse vitellogène« liegende Sphäre ist nach der Ansicht dieses For-

schers als Dotterkern zu betrachten (»le corps vitellin-sphère attractive«).

Ich führe hier die Beschreibung solcher Bilder wörtlich an: »Sur les coupes assez épaisses on reconnaît souvent que le centre de la masse vitellogène est plus pâle (Fig. 31, 33). Des coupes très minces montrent que la masse vitellogène n'a pas une structure granuleuse dans tout son épaisseur, mais présente en son centre un espace privé de microsomes (Fig. 23). L'interprétation de la série des coupes m'a révelé, qu'il s'agit en réalité d'une petite sphère de cytoplasme homogène, circonscrite par la masse vitellogène (Fig. 34). A l'intérieur de ce cytoplasme dépourvu d'éléments mitochondriaux on remarque la présence d'un petit corps arrondi, plus foncé que le cytoplasme ambiant et présentant, en son centre une granulation très colorable, d'où partent les filaments achromatiques visibles à l'aide de très forts grossissements (Fig. 21, 23, 30). Ces filaments, formant un petit astre autour du corpuscule chromatique s'irradient à travers le cytoplasme homogène central jusque dans la masse vitellogène: bref on a devant les yeux l'image typique d'une sphère attractive. Ce corps spécial entouré de la masse vitellogène, je crois pouvoir le considérer comme le véritable corps vitellin de Balbiani . . .«

Der größte Unterschied zwischen meinen Ergebnissen und denjenigen von Lams besteht eben darin, daß solche Bilder mit der Attraktionssphäre in den Oocyten von Tritonen nicht zu sehen sind; deshalb können auch die Schlußfolgerungen dieses Forschers nicht für alle Ovarien gelten, und auch der leitende Motor der Dotterbildung bei *Rana*, die Attraktionssphäre, ist wenigstens für unser Material belanglos.

An dieser Stelle will ich noch bemerken, daß die Form der »couche vitellogène« bei *Rana* eine andere ist als beim Triton. Bei diesem Tier erscheint sie gewöhnlich, wie bei den Teleostiern (Lams, a. a. O.), als perinukleärer Ring, im Gegensatz zum Frosch, wo sie als »une masse granuleuse assez compacte« um die Attraktionssphäre auftritt.

Meine Beobachtungen über den Dotterkern stimmen auch mit denjenigen von Jörgensen (a. a. O.) nicht überein. Dieser Forscher sah beim *Proteus* Anhäufungen von Eiweißsubstanzen, welche er mit den von Schultze beim Frosch als Dotterkern beschriebenen Gebilden identifiziert, aber nicht für den echten Dotterkern hält. Er behält diese Bezeichnung nur für fünf verschiedene Substanzen bei[1]), welche als Adhäsionskonglomerat, also zusammen, in den jüngsten Keimzellen auftreten, und bezeichnet jene Anhäufung von eiweißartiger Substanz, welche nichts mit

[1]) Näheres in der Literaturbesprechung.

dem »echten« Dotterkern (Adhäsionskonglomerat) gemein hat, die aber dem Dotterkern des Tritons entspricht, als ein »Konglomerat von Eiweißgranula«. Diese Benennung ist aber unrichtig, wenigstens beim Triton, denn man findet im Innern jenes Konglomerates von Eiweißgranula nicht nur Eiweißgranula und Eiweißplättchen, sondern auch Fettkügelchen (Taf. IV, Fig. 6).

Der Forscher kann, da er die Genese dieses Gebildes nicht kennt, nichts Bestimmtes sagen. An einer Stelle sagt er: »Wir können nur vermuten, daß vielleicht das Centrosom dabei eine Rolle spielt.« Da er die Anordnung der Dotterplättchen in dem Konglomerat in Reihen sieht, vermutet er an einer anderen Stelle seiner Arbeit, daß solch ein Gebilde durch »eine Wirbelströmung« entstehen kann. »Diese könnte man« — sagt er weiter — »auffassen als den Ausdruck von Ausgleicherscheinungen, die eine zu postulierende osmotische Spannung der inneren Ooplasmagegenüber der äußeren Deutoplasmazone herabzusetzen hätte. Bei der scharfen Trennung beider Zonen durch die innere Lage, der an das centrale Ooplasma herangeschwemmten Eiweißplättchen kann der Ausgleich osmotischer Spannungen nicht allmählich vor sich gehen. An seiner Stelle, die vielleicht, wie wir sehen werden, durch die Lage des Centrosoms prädestiniert ist, wird der trennende Eiweißgürtel zerrissen, und die durch den Ausgleich entstandene Wirbelbewegung schwemmt den definitiven Dotterkern zusammen.«

Eine solche spekulative Erklärung der Entstehung des Dotterkerns kann für unser Material nicht angenommen werden, denn folgende Schwierigkeiten treten dieser Behauptung entgegen:

1. Man sieht nämlich nirgends eine Anordnung der Dotterplättchen in Reihen, wie dies bei *Proteus* der Fall ist, und auch ihre Anlagen als allerkleinste Körner weisen keine Regelmäßigkeit dieser Art auf.

2. Jörgensen sagt selbst weiter: »In den meisten Fällen ist an der Anordnung der Eiweißgranula selbst eine wirbelförmige Anordnung nicht zu sehen.«

3. Man bekommt den Dotterkern nach allen Fixierungsflüssigkeiten und in den Oocyten, die in vivo beobachtet werden, zu sehen.

4. Es ist möglich, den ganzen Entwicklungscyklus des Dotterkerns von den allerersten Stadien bis zur Umwandlung in Dotterplättchen und in Fettkugeln zu verfolgen.

5. Wir sehen, daß er sich auffallenderweise in manchen Oocyten befindet, dagegen in anderen nebenliegenden, die auf derselben Entwicklungsstufe stehen, fehlt, obwohl die Fixierungsflüssigkeit aller Wahrschein-

lichkeit nach auf die nebeneinander liegenden und in demselben Stadium sich befindenden Oocyten unter gleichen Bedingungen wirkte.

6. Osmotische Strömungen bei der Dotterkernbildung sind noch deshalb abzulehnen, da die Bildung des Dotterkerns meist zu der Zeit stattfindet, wo die Bildung der Dotterplättchen noch gar nicht begonnen hat, so daß infolgedessen von einem unregelmäßigen »Ausgleich osmotischer Spannungen« in Form von Wirbelströmungen keine Rede sein kann.

Meine Befunde unterscheiden sich endlich von den Beobachtungen jener Forscher, welche den Dotterkern für ein aus dem Keimbläschen herausgetretenen Nukleolus halten.

Gleichzeitig mit der Entwicklung der »couche vitellogène«, in dem Stadium, in welchem man nach der Angabe der Schule Van der Strichts bei vielen Tieren die Attraktionssphäre sehen kann, werden bei den Tritonen die Keimflecke von dem Keimbläschen in das Plasma ausgestoßen. Diese ausgetretenen Nukleolen liegen eine Zeitlang in wechselnder Anzahl (auch ein einziger ist da möglich) in dem perinukleären Ringe, meist in seinem breitesten Felde. In Fig. 9, Taf. IV ist ein solcher ausgetretener (rosa gefärbter) Nukleolus in der halbmondförmigen »couche vitellogène« abgebildet. Rings um ihn ist ein Zwischenraum zu sehen [1]), und das Plasma, welches den Keimfleck umgibt, bildet Fäden, an welchen der letztere gleichsam angehängt zu sein scheint (Taf. IV, Fig. 9) Solche Bilder des Nukleolus wurden von meinen Vorgängern oft als Dotterkern gedeutet. So sieht Henneguy (a. a. O.) in den Oocyten von *Syngnatus* das Austreten von Keimflecken und schreibt ihnen eine Rolle in der Veränderung des umliegenden Plasmas zu, was zur Bildung des aus dem Keimbläschen abstammenden Dotterkerns führt. Ganz ähnlich liegt die Sache bei den Ostracoden, weshalb Woltereck (a. a. O.) den Dotterkern dieser Tiere für ein der Kernsubstanz verwandtes Gebilde hält. Loyez (a. a. O.) vermutet, daß nicht alle ausgewanderten Nukleolen der Resorption unterliegen; sie findet, daß ein Teil derselben sich in Bläschen verwandelt, die in der Nachbarschaft des Kernes abgetrennt oder zu je einigen gruppiert liegen, zusammenfließen und sich mit dem veränderten Plasma umgeben und daß auf diese Weise der »noyau vitellin« entsteht, welcher zugleich vom Kern wie auch vom Plasma stammt. Dies findet bei der Blindschleiche, Kreuzotter und Schildkröte statt.

Winiwater (a. a. O.) hält beim Kaninchen die von Gurwitsch bei diesem Tiere als Dotterkern beschriebenen Gebilde nicht für solchen; es

---

[1]) Vielleicht infolge seiner enzymatischen Wirkung und vielleicht auch infolge der Fixierungsflüssigkeit, was mir jedoch weniger wahrscheinlicher zu sein scheint.

sind nach seiner Ansicht Idiosome, welche mit dem Dotterkern nichts gemein haben; er sieht vielmehr denselben in den einzelnen im Plasma liegenden Gebilden, die indessen, wie ich aus den Zeichnungen schließe, nichts anderes sind als eben ausgewanderte Nukleolen.

Nach der Ansicht Julins sehen wir am Beginn der Entwicklung des Eies »un nucléole vrai«, welcher den Dotterkern gibt, den der Forscher mit dem Macronucleus der Infusorien identifiziert (Henneguy, a. a. O.).

An meinen Präparaten konnte ich feststellen, daß man keine morphologische Beziehung zwischen den von mir als Dotterkern bezeichneten Gebilden und den Nukleolen nachweisen kann. Die ausgewanderten Keimflecke, obwohl sie längere Zeit im Ooplasma liegen können, schwellen dann an und werden durch das Plasma assimiliert, indem sie offenbar vorher der Auflösung anheimfallen. — An Präparaten, die stark mit Böhmers Hämatoxylin gefärbt wurden (Taf. IV, Fig. 9), und zwar so, daß sogar der perinukleäre Ring sich deutlich mit Hämatoxylin gefärbt hat, der doch in diesen Stadien eher eine Verwandtschaft zu sauren Farbstoffen besitzt, erscheint ein solcher schwach mit Eosin gefärbter Nukleolus ganz schattenhaft. Wahrscheinlich fällt er schon der Auflösung anheim und verschwindet dann spurlos. — Die Ausstoßung der Nukleolen bemerkte ich auch in späteren Stadien, sogar in Oocyten, in welchen sich der Dotterkern bildet, doch nach meinen Wahrnehmungen deutet nichts auf ihre unmittelbare Rolle bei der Bildung des Dotterkerns, oder auf irgendwelchen Zusammenhang mit derselben. — Dabei ist zu beachten, daß eben in dem Entwicklungsstadium der Oocyte, in welcher sich größere ergastoplasmatische Anhäufungen bilden, die Wanderung der Nukleolen keine so häufige Erscheinung ist als in den früheren Stadien.

Indem ich einen unmittelbaren Zusammenhang des Dotterkerns mit den Nukleolen bestreite, lehne ich zugleich auch seine unmittelbare Abstammung von Keimbläschen ab, denn die einzige geformte Substanz, die in der Zeit der Oogenese beim Triton aus dem Keimbläschen hervorgeht, sind die Nukleolen.

Wenn ich nun jeden unmittelbaren Zusammenhang zwischen den Nukleolen und dem Dotterkern ausschließe, da das von mir als Dotterkern beschriebene Gebilde weder Attraktionssphäre noch Chromatin ist, so muß ich noch zum Schluß erklären, was mich zur Anwendung dieser Bezeichnung berechtigt. — Natürlich ist es nichts anderes als die Geschichte dieser Benennung. — Bekanntlich war Carus der Erste, der die körnigen Anhäufungen um das Keimbläschen herum als »Dotterkern« benannt hat. Seinem Vorgang folgend gebrauchen Schultze, Iwakawa, Allen Thomson ebenfalls diese Benennung für Körneranhäufungen in den Eiern der

Amphibien, und ich bin auf Grund der Zeichnungen, welche Schütz vom Dotterkern beim Laubfrosch und *Triton cristatus* gibt, unbedingt überzeugt, daß dieser Forscher ebenfalls mit dem Stadium des Dotterkerns zu tun hatte, welches wir beim *Triton taeniatus* in Fig. 5 und 7, Taf. IV sehen. — Die oben angeführten Forscher kannten die wirkliche Genese der von ihnen beschriebenen Gebilde nicht, und da sie viel spätere Stadien sahen, in denen dieselben wirklich in Dotter übergehen, bedienten sie sich dieser Bezeichnung »Dotterkern«, die insofern unglücklicherweise von Carus geschaffen worden ist, als diese Benennung auch auf andere ergastoplasmatische Gebilde paßt, die in gewissen Stadien der Oocyten in Form eines Netzes erscheinen.

5. Zusammenfassung.

Ich gelange auf Grund meiner Beobachtungen über den Dotterkern bei Triton zu folgenden Ergebnissen:

1. Der Dotterkern hat weder mit der Attraktionssphäre noch mit dem Centrosom noch mit dessen Wirkungskraft etwas gemein.

2. Es ist unmöglich, auf Grund mikroskopischer Untersuchungen irgendeine Beziehung zwischen Dotterkern und Nukleolen nachzuweisen.

3. In der Entwicklung des Dotterkerns lassen sich drei Stufen feststellen: Zuerst eine Anhäufung von ergastoplasmatischer Substanz (Ergastoplasma-Dotterkern), dann ein Mitochondrienkonglomerat (Dotterkern als Körnerkonglomerat) und endlich ein Haufen von Fettkugeln und Eiweißplättchen.

4. Die Muttersubstanz für den Dotterkern ist der perinukleäre Ring (»couche vitellogène«), daher entspricht er der »masse vitellogène« bei *Rana* (Lams) und dem »Eiweißkonglomerat« beim *Proteus* (Jörgensen).

Literaturverzeichnis.

1. Balbiani, G. Sur l'origine des cellules du follicule du noyau vitellin de l'oeuf chez les Géophiles. Zool. Anzeiger. Bd. VI. 1883.
2. —— Centrosome et Dotterkern. Journal de l'Anat. et de la Physiol. 29. année. 1893.
3. Bambeke, Ch. van. Contributions à l'histoire de la constitution de l'oeuf. II. Élimination d'éléments nucléaires dans l'oeuf ovarien de Scorpaena scrofa. Archives de Biologie. T. XIII. 1893.
4. —— L'oocyte de Pholcus phalangioides Fuessl. Anat. Anzeiger, Ergänzungsheft zum 13. Bd. 1897.
5. —— Contributions à l'histoire de la constitution de l'oeuf. III. Recherches sur les oocytes de Pholcus phalangioides. Archives de Biologie. T. XV. 1898.
6. Benda, C. Weitere Mitteilungen über die Mitochondria. Verhandl. d. physiolog. Gesellsch. zu Berlin. 1898/99.
7. Bouin, M. et P. Sur la présence de formations ergastoplasmiques dans l'oocyte d'Asterina gibbosa. Bibliogr. anat. T. VI. 1898.
8. —— Sur la présence de filaments particuliers dans le protoplasme de la cellule-mère du sac embryonnaire des Liliacées. Ebenda.
9. Czermak, N. Die Mitochondrien des Forelleneies. Anat. Anzeiger. Bd. XX. 1902.
10. D'Hollander, F. Le noyau vitellin de Balbiani et les pseudochromosomes chez les oiseaux. Verhandl. d. anatom. Gesellsch. Halle. 1902.
11. —— Recherches sur l'ovogénèse et sur la structure et la signification du noyau vitellin de Balbiani chez les oiseaux. Arch. d'anat. microsc. T. III. 1904.
12. —— Les pseudochromosomes dans les oogonies et les oocytes des oiseaux. Bibl. anat. T. XIII. 1904.
13. Goldschmidt, R. Eireifung, Befruchtung und Embryonalentwicklung des Zoogonus mirus. Zool. Jahrbücher. Bd. XXI. 1905.
14. Gajewska, H. Über die morphologischen Veränderungen der Kern- und Plasmasubstanzen im Verlaufe des Wachstums des Oocyten. (Zugleich ein Beitrag zur Deutoplasmabildung.) Archiv f. Zellforschung. Bd. XIV.
15. Gurwitsch, A. Idiozom und Zentralkörper im Ovarialei der Säugetiere. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. LVI. 1900.
16. Henneguy, F. Le corps vitellin de Balbiani dans l'oeuf des vertébrés. Journ. de l'Anat. et de la Physiol. T. XXIX. 1893.
17. —— Leçons sur la cellule. Paris 1896.
18. Iwakawa, T. The genesis of the egg in Triton. The Quarterly Journ. of microscopical science. Bd. XXII. 1882.
19. Jörgensen, M. Zur Entwicklungsgeschichte des Eierstockeies von Proteus anguineus (Grottenolm). (Die Wachstumsperiode.) Festschrift zum sechzigsten Geburtstag R. Hertwigs. Bd. I. 1910.
20. King, Dean, H. The oogenesis of Bufo lentiginosus. Journ. of Morphol. XIX. 1908.
21. Lams, H. Contribution à l'étude de la génèse du vitellus dans l'ovule des Téléosteens. Arch. d'Anat. microsc. T. VI. 1903.
22. —— Contribution à l'étude de la génèse du vitellus dans l'ovule des amphibiens (Rana temporaria). Arch. d'Anat. microsc. T. IX. 1907.

23. Leydig, F. Beiträge zur Kenntnis des tierischen Eies im unbefruchteten Zustande. Zool. Jahrb. Bd. III. 1889.
24. Loyez, M. Recherches sur le développement ovarien des oeufs méroblastiques à vitellus nutritif abondant. Arch. d'Anat. microsc. T. VIII. 1906.
25. —— Le corps vitellin de l'oocyte de Pyrrhocoris apterus. Arch. d'Anat. microsc. T. X. 1908.
26. —— La structure de l'oocyte de la femme à la période d'accroissement. Compt. Rend. de l'Association des Anat. 13. réunion. 1911.
27. Lubosch, W. Untersuchungen über die Morphologie des Neuaugeneies. Jenaische Zeitschrift, N. F. Bd. XXXI. 1903.
28. Maziarski, S. Sur la persistance des résidus fusoriaux pendant les nombreuses générations cellulaires aucours de l'ovogénèse de Vespa vulgaris L. Arch. f. Zellforschung. Bd. X. 1913.
29. Mertens, H. Recherches sur la signification du corps vitellin de Balbiani dans l'ovule des mammifères et des oiseaux. Arch. de Biol. T. XIII. 1893.
30. Meves. Über den von v. la Valette-St. George entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. LVI.
31. Moroff, Th. Oogenetische Studien. Arch. f. Zellf. Bd. II. 1909.
32. Popoff, M. Eibildung bei Paludina vivipara und Chromidien bei Paludina und Helix. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. LXX. 1907.
33. Rabl, H. Zur Kenntnis der Richtungsspindeln in degenerierenden Säugetiereiern. Sitzungsber. d. k. k. Akad. d. Wiss. Bd. CVI. 1897.
34. —— Die ersten Wachstumserscheinungen in den Eiern von Säugetieren. Ebenda.
35. Russo, A. Sui mutamenti che subiscono i mitocondrî ed i materiali deutoplasmici dell' oocite di coniglia in diversi periodi di inanizione. Arch. f. Zellf. Bd. V. 1910.
36. Schmidt, V. Studien über Oogenese. Die Wachstumsperiode der Eier von Proteus anguineus. Anatomische Hefte. Bd. XXVII. 1904.
37. Schultze, O. Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung des Amphibieneies. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLV. 1887.
38. Schütz, J. Über den Dotterkern, dessen Entstehung, Struktur, Vorkommen und Bedeutung. Inaug.-Diss. Bonn 1882.
39. Skrobansky, K. Zur Frage über den sogenannten »Dotterkern« (corpus Balbiani) bei Wirbeltieren. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. LXII. 1903.
40. Sonnenbrodt. Die Wachstumsperiode der Oocyte des Huhnes. Arch. f. mikrosk. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. LXXII. 1908.
41. Tschaschin, S. Über die Chondriosomen der Urgeschlechtszellen bei Vogelembryonen. Anat. Anz. Bd. XXXVII. 1910.
42. Van der Stricht, O. Contribution à l'étude du noyau vitellin de Balbiani dans l'oocyte de la femme. Verhandl. d. Anat. Gesellsch. Kiel 1898.
43. —— Sur l'existence d'une atrosphère dans l'oocyte au stade d'accroissement. Extrait de l'Association des anat. 1899.
44. —— Les pseudochromosomes dans l'oocyte de chauvre-souris. Compt. Rend. de l'Associat. des anat. 1902.
45. —— Signification de la couche vitellogène dans l'oocyte de tegénaire. Ebenda. 1904.
46. —— La couche vitellogène et les mitochondries de l'oeuf des mammifères. Verhandl. d. Anat. Gesellsch. Jena 1904.

47. Van der Stricht, O., La structure de l'oeuf des mammifères. Ire partie. L'oocyte au stade d'accroissement. Arch. de Biol. T. XXI. 1904.
48. —— La structure de l'oeuf des mammifères. Seconde partie. Structure de l'oeuf ovarique de la femme. Bull. de l'Acad. de Belgique. 1905.
49. —— La structure de l'oeuf de chienne et la génèse du corps jaune. Compt. Rend. de l'Assoc. des anat. Marseille 1908.
50. —— La structure de l'oeuf des mammifères (chauvre souris, Vesperugo noctula). 3me partie. L'oocyte à la fin du stade d'accroissement, au stade de la maturation, au stade de la fécondation et au début de la segmentation. Mémoire de l'Acad. R. de Belgique. Bruxelles 1909.
51. von Voss, H. Beitrag zur Kenntnis der Eireifung bei den Acanthocephalen. Arch. f. Zellforschung. Bd. V. 1910.
52. Will, L. Über die Entstehung des Dotters und der Epithelzellen bei den Amphibien und Insekten. Zool. Anz. 7. Jahrg. 1884.
53. Winiwarter, H. Recherches sur l'ovogénèse et l'organogénèse de l'ovaire des Mammifères (Lapin et homme). Arch. de Biol. T. XVII. 1900.
54. —— Nachtrag zu meiner Arbeit über Ovogenese der Säugetiere. Anat. Anz. Bd. XXI. 1902.
55. Woltereck, R. Zur Bildung und Entwicklung des Ostrakodeneies. Kerngeschichtliche und histologische Studien an parthenogenetischen Cypriden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXIV. 1898.

Figurenerklärung.

(Taf. IV.)

Die sämtlichen Figuren wurden auf Tischhöhe von 13 cm mit dem Zeichenapparat angefertigt unter Benutzung einer $^1/_{12}$-Ölimmersion von Leitz, bei einer Tubuslänge von 130 mm.

Fig. 1. Dotterkern. Zenkers Flüssigkeit. Heidenhains Hämatoxylin-Eosin. Vergr. Immers. Okul. 3.

Fig. 2. Dotterkern. Die Grundsubstanz bräunlich, die Körnersubstanz schwarz gefärbt. Fixierung wie bei Fig. 1 angegeben. Färbung Eisenhämatoxylin-Orange. Vergr. Immers. Okul. 2.

Fig. 3. Kleiner Dotterkern im Stadium des Konglomerats der allerkleinsten Körner. Fix. Bendas Mischung. Färb. Eisenhämatoxylin-Eosin. Vergr. Immers. Okul. 2.

Fig. 4. Dotterkern mit sichtbaren Körnern (schwarz gefärbt) und Grundsubstanz, die homogen aussieht und grau gefärbt ist. Fix. Bendas Mischung. Gefärbt mit Eisenhämatoxylin-Eosin. Vergr. Immers. Okul. 2.

Fig. 5. Dotterkern auf vorgerückter Entwicklungsstufe. Die Körner sind ganz gut sichtbar. In der Nachbarschaft des Dotterkerns grün von Osmiumsäure gefärbte Dotterplättchen. Fix. wie bei Fig. 4 angegeben. Gefärbt mit Eisenhämatoxylin-Eosin. Vergr. Immers. Okul. 2.

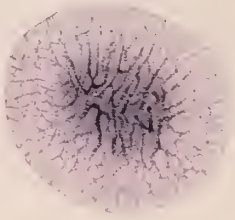
Fig. 6. Dotterkern nach Behandlung des Materials mit der Mitochondrienmethode von Benda. In dem violett gefärbten Ergastoplasma sind himmelblau gefärbte Mitochondrien zu sehen. Im Innern dieses Dotterkerns befinden sich noch mit Osmiumsäure

schwarz gefärbte Fettkugeln und die sich mit Alizarin orangerosa färbenden Dotterplättchen. Das umliegende Ooplasma zeigt Wabenstruktur und enthält zahlreiche (schwarze) Fettkügelchen und Dotterplättchen. Fix. wie bei Fig. 3. Färbung nach der Mitochondrienmethode Bendas. Vergr. Immers. Okul. 2.

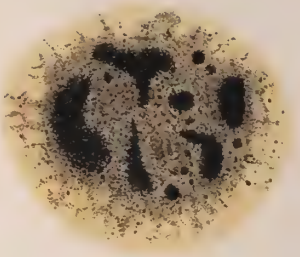
Fig. 7. Die Umwandlung des Dotterkerns in Dotterplättchen von verschiedener Größe. Das umliegende Ooplasma ist grün gefärbt. Fix. in Müllers Flüssigkeit. Färbung mit Eisenhämatoxylin-Lichtgrün. Verg. Immers. Okul. 2.

Fig. 8. Ein Ausschnitt von der Oocyte. An der Peripherie das Exoplasma mit Ergastoplasma und zahlreichen Körnern. Neben den ergastoplasmatischen Substanzen gelb gefärbte Fettmassen. In dem Teil, welcher dem Keimbläschen näher liegt, ein Dotterkern mit Bälkchen- und Grundsubstanz. Die Bälkchen des Dotterkerns verbinden sich mit den peripheren, ergastoplasmatischen Anhäufungen. Fix. in von Benda modifizierter Flüssigkeit Flemmings. Gefärbt mit Eisenhämatoxylin-Eosin. Vergr. Immers. Okul. 1.

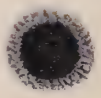
Fig. 9. Eine zu stark gefärbte Oocyte mit dem perinukleären Ringe und zwei der Resorption anheimfallenden, ausgestoßenen Nukleolen, die sogar bei der Überfärbung des Präparates sich nur kaum mit Eosin färben. An der Peripherie der Oocyte zwei Kerne der Follikelzellen. Färbung mit Hämatoxylin-Eosin. Fix. Bouins Flüssigkeit Vergr. Immers. Okul. 4.



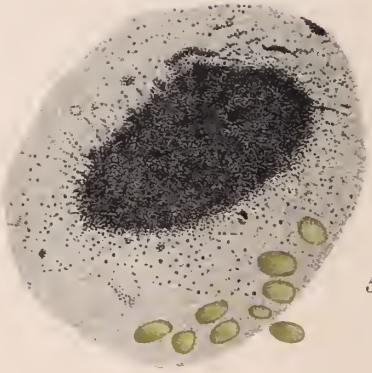
1.



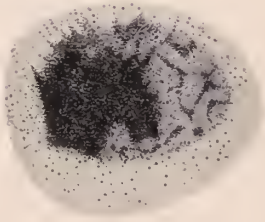
2.



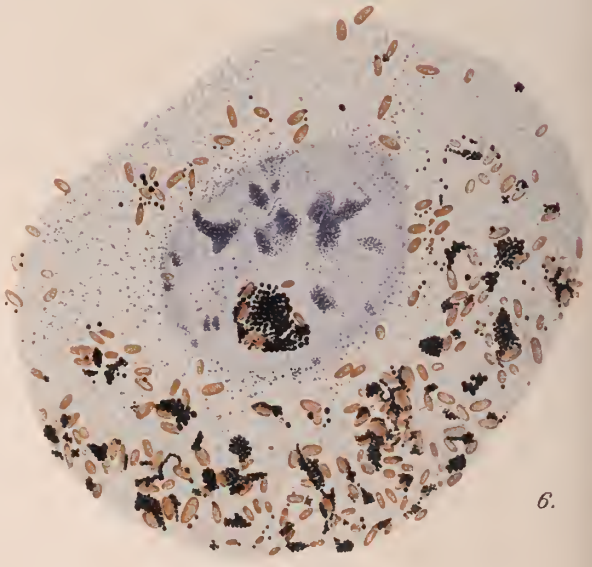
3.



5.

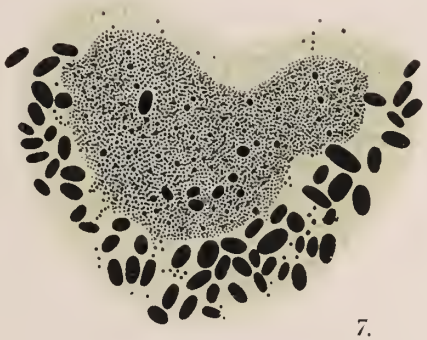


4.



6.

9.



7.

8.

in Leipzig.

Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig

Über Richtungsspindeln bei Enchytraeus.

Von

H. Joseph
in Wien.

Hierzu Tafel V und 1 Textfigur.

Bereits vor einer längeren Reihe von Jahren hatte ich Anlaß, gelegentlich meiner Untersuchungen über Neuroglia und über Flimmerzellen auf die Enchytraeiden als außerordentlich günstiges und schönes Objekt hinzuweisen. So erfuhr namentlich meine vergleichende Betrachtung der Glia durch Beobachtungen an einer *Enchytraeus*-Form eine wesentliche Förderung, indem z. B. die schönen Bilder von den epithelialen Stützfibrillen des Schlundkopfes meine Vergleichung der Gliafibrille mit der »Epithelfaser« (Tonofibrille, Steringofibrille M. Heidenhain) mitbegründeten[1]).

Ich hatte seinerzeit die Unvorsichtigkeit begangen, mein Enchytraeidenmaterial vor der Konservierung keiner genauen Untersuchung zum Zwecke der Artbestimmung zu unterwerfen, hatte auch mit Hinsicht auf das allgemein-histologische Ziel wenig Interesse daran, so daß ich auch weiter keine Mühe darauf verwandte, an den konservierten

[1]) Ich habe es seinerzeit unterlassen, in eine Polemik gegen jene Äußerungen einzutreten, welche darauf abzielen, die Stützfibrillen der Epithelien, und zwar besonders gerade der pharyngealen Cylinderzellen von Oligochäten nicht als stützende, sondern als kontraktile Strukturen zu kennzeichnen, wie dies wiederholt, zum Teil auch ohne Bezugnahme auf meine die stützende Funktion betonende Arbeit geschehen ist (Polowzow u. a.). Ich will auch heute nur die Gelegenheit zu einem Hinweise auf diese Frage benutzen. Ein genaueres Eingehen auf die Ansicht von der kontraktilen Natur der Tonofibrillen erscheint mir völlig unnötig. Die Stützfunktion erscheint so gut begründet und die gegenteilige Ansicht wohl bei den meisten maßgebenden Forschern so wenig ernst genommen, daß sich eine eingehende Diskussion kaum verlohnt.

Ich konstatiere diesbetreffend nur die erfreuliche Übereinstimmung meiner Ansicht mit der von Lore Mayer ausgesprochenen, die augenscheinlich ohne Kenntnis meiner 11 Jahre früher veröffentlichten Untersuchungen an größtenteils identischen oder ähnlichen Objekten und unter Beigabe von Abbildungen, die den meinen völlig entsprechen, zu den gleichen Resultaten über die Fasern im Pharynx- und Epidermisepithel, sowie über ihre Beziehung zur Muskulatur gelangte.

Würmern oder gar an den Schnittserien eine auf die Artdiagnose bezügliche Analyse der Merkmale vorzunehmen. Diese Gleichgültigkeit wich einem intensiven Interesse an einer möglichst genauen Determinierung, als ich mich mit der im Titel dieser Abhandlung genannten Struktur zu befassen begann, nachdem ich festgestellt hatte, daß bezüglich des Baues der Richtungsspindeln, wie er von einem der erfahrensten Kenner der Enchytraeiden, Vejdovský, geschildert wird, und meinem Befunde eine ganz unvereinbare Differenz bestünde, über die ich mir zunächst mit der Annahme eines Species- oder Genusunterschiedes hinweghalf. Selbstverständlich erachtete ich es jetzt um so mehr für meine Pflicht, mein Material zu bestimmen, was trotz seiner Mangelhaftigkeit bei den ausgezeichneten heute vorliegenden literarischen Hilfsmitteln (Vejdovský, Michaelsen) einige Aussicht auf Erfolg versprach. Sind nun an und für sich die Strukturen der Richtungsspindeln, wie ich sie fand, in mancher Beziehung eigenartig und, wie ich glaube, teilweise bisher auch noch nicht bekannt, so erhöht sich das Interesse, und erhebt sich eine der Klärung im höchsten Grade bedürftige Frage durch den zweifellos festgestellten Umstand, daß Vejdovský und ich an dem von uns beiden gleich benannten Objekte ganz verschiedene Bilder vorfanden. Da ich mich dieser paradoxen Tatsache gegenüber verpflichtet fühle, meine Artdiagnose zu rechtfertigen, namentlich der auf diesem Gebiete so unumschränkt anerkannten Autorität Vejdovskýs gegenüber, so sei es mir gestattet, im Nächstfolgenden mein Objekt, soweit es möglich, zu beschreiben. Ich halte mich dabei an die Gattungs- und Artdiagnosen Vejdovskýs und Michaelsens.

Allem voran, obwohl es ja keinen entscheidenden Wert hat, möchte ich die Größe der Tiere erwähnen, die maximal 35 mm, vielleicht sogar um ein Weniges darüber betragen hat. (Ich besitze eine tadellose sagittale Längsschnittserie durch das ganze Tier, die also sowohl die volle Länge als auch die Segmentzahl mühelos feststellen läßt.) In der Synopsis der Enchytraeiden bei Michaelsen findet sich nur eine Art, die diese Größe erreicht, das ist *Enchytraeus albidus* Henle (= *E. humicultor* Vejd. = *E. Möbii* Michaelsen usw.). Das gleiche gilt für die Segmentzahl, die in oben zitierter Serie (ähnlich übrigens auch an noch vorhandenen ganzen Tieren) 72 beträgt, während Michaelsen für die genannte Art 53—74 angibt. Auch betont dieser Autor in seiner älteren Monographie über *E. Möbii*, daß es sich angesichts der beobachteten Länge (25—35 mm) um einen Riesen im Geschlechte der Enchytraeiden handle. Stimmt nun diese vereinzelte Tatsache der Länge und Segmentzahl nur mit einem der zahlreichen beschriebenen Enchytraeiden, so gilt dies auch für

alle übrigen morphologischen Charaktere, soweit ich sie erheben konnte. Ich habe eigentlich nur zwei Merkmale nicht berücksichtigt, ersteus die Blutfarbe des lebenden Tieres, über die ich natürlich nichts weiß, und zweiteus die Umrißform des Gehirnes, die ich, wollte ich ein Exemplar des sehr spärlichen Materials dazu opfern, zwar feststellen könnte, die aber sicher angesichts der großen Zahl anderer Merkmale nur eine ganz untergeordnete Rolle spielen müßte.

Ich lasse daher in der folgenden, im Wortlaute an die Diagnosen von Vejdovský und Michaelsen sich haltenden Beschreibung diese Charaktere einfach weg[1]).

Normalerweise keine ungeschlechtliche Vermehrung, Samentaschenporen auf Intersegmentalfurche 4/5, Oesophagus ohne Muskelmagen

Fam. Enchytraeidae.

Borsten in vier Bündeln, zwei ventralen und zwei lateralen, gerade, die eines Bündels gleich lang, Kopfporus klein, dorsal zwischen Kopflappen und 1. Segment, Rückenporen fehlen, Ursprung des Rückengefäßes postclitellial, Herzkörper fehlt, Lymphkörper von einerlei Gestalt, Peptonephridien vorhanden[2]) [oder fehlend]. Der Oesophagus geht allmählich in den Mitteldarm über, Ausführungsgang des Nephridiums am hinteren Pol des Postseptale entspringend, meist sehr kurz. Samenleiter lang, Samentaschen mit dem Darm kommunizierend, ohne Divertikel.

Gattung *Enchytraeus* Henle, em. Mchlsn.

Im Leben milchigweiß [oder gelblich], Borsten zu 3—5, sehr selten zu 6 im Bündel (in Gruppen zu 4—5), gerade, gleich lang. 1 Paar Peptonephridien, unverzweigte, unregelmäßig geschlängelte Schläuche, münden dorsal dicht hinter dem Schlundkopf in den Darm (Speicheldrüsen nicht verästelt, vielfach gewunden, nach hinten sich verjüngend). Lymphkörper unregelmäßig plattoval bis plattbirnförmig. Nephridien mit kleinem einfachen Anteseptale und großem breit elliptischem Postseptale, an dessen hinterem Pol der Ausführungsgang entspringt, der ungefähr so lang wie das Postseptale ist. (Das Anteseptale der Segmentalorgane reduziert sich auf einen durchscheinenden Wimpertrichter, der Ausführungsgang sehr breit.) Samentrichter 4—6 mal so lang wie dick. (Die Samentrichter nehmen die ganze Länge

[1]) Die Diagnosen benutzen den Text von Michaelsen, bei der Artdiagnose sind die von Vejdovský entlehnten Bestandteile in runde ( ) Klammern gesetzt.

[2]) Von angegebenen Alternativen ist die hier nicht zutreffende eckig [ ] eingeklammert.

des 11. Segments in Anspruch, die Samenleiter erstrecken sich bis zum 17. Segment.) Die Samentaschen bestehen aus einer unregelmäßig sackförmigen, häufig einseitig ausgebeulten Ampulle und einem scharf abgesetzten Ausführungsgang, dessen Länge ungefähr der der Ampulle gleich kommt und dessen distale Hälfte mit zahlreichen, gedrängt stehenden birnförmigen Drüsen besetzt ist. (Receptacula seminis länglich beutelförmig, mit einem langen, drüsigen Ausführungsgange.) — Länge 10—35, Dicke 0,5—1,0 mm, Segmentzahl 53—74.

Enchytraeus albidus Henle (= *E. humicultor* Vejd.).

Die hier zitierten Merkmale habe ich ausnahmslos, zum Teil auf Grund sorgfältiger Durchforschung der Schnittserien bestätigt gefunden. Es besteht für mich kein Zweifel, daß, soweit das vorliegende Literaturmaterial einen sicheren Schluß gestattet, ich es mit der gleichen Form zu tun habe, die bei Vejdovský unter dem Namen *Enchytraeus humicultor* geht und die er zuletzt in seiner Arbeit: »Neue Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung« anzuführen glaubt. Ich fand die Tiere in einer Erde, die aus Wien oder dessen nächster Umgebung stammte.

Da ich es für aussichtslos halte, den Widerspruch derzeit in befriedigender Weise zu lösen, will ich gleich an die Schilderung der interessanten Bauverhältnisse in den Richtungsspindeln meines Objektes schreiten und selbstverständlich einen eingehenden Vergleich mit den von Vejdovský für das gleiche Objekt beanspruchten Stadien vornehmen.

Eier im Reifungsstadium begegneten mir in einer Anzahl der untersuchten größeren Tiere in wechselnder Menge, maximal etwa 15. Sie lagen frei in der Leibeshöhle, vornehmlich in den Segmenten der Genitalregion (Segment 9—15). Ausnahmsweise fand ich ein oder das andere Ei auch in weiter hinten gelegenen Metameren, so einmal in einem, das ich ungefähr mit der Ordnungszahl 21 bestimmen kann. (Da es sich um eine Querschnittserie handelt, wäre eine ganz exakte Feststellung nur mit großer Mühe durch Verfolgung von vielen Hunderten von Querschnitten möglich gewesen, was kaum der Mühe gelohnt hätte. Ich beschränkte mich auf eine kursorische Durchmusterung bei schwacher Vergrößerung mit Abzählung der Borstengruppen und Nephridien, was eine annähernde Genauigkeit gewährleistet.) Auch Vejdovský berichtet, einmal ein Ei von *Mesenchytraeus flavus* sogar im 32. Segment gefunden zu haben.

Die Eier befanden sich fast durchwegs im gleichen Stadium (Metaphase und Beginn der Anaphase) der ersten Richtungsspindel, also in dem bekannten »Bereitschaftszustand« für die Abstoßung des ersten Richtungskörpers, die, wie das auch Vejdovský annimmt, sich erst außerhalb des Körpers vollzieht, bei der Kleinheit des Objektes von

ihm nicht aufgefunden wurde und auch mir nicht zur Verfügung stand. Die Lage der Richtungsspindel war meist mehr oder weniger exzentrisch, jedoch niemals ein Spindelpol in auffallender Weise der Oberfläche genähert, geschweige denn die Spindelachse im Sinn der ersten Reifungsteilung senkrecht auf die Eioberfläche gestellt, vielmehr hatte die Spindelachse eine deutlich tangentiale, bzw. Sehnenlage und entsprach also dem auch an anderen Objekten als Bereitschaftsstellung der Richtungsspindel bezeichneten Verhalten. Ebensowenig wie ich das weitere Schicksal der Spindel verfolgen konnte, lagen mir Stadien von der Umbildung der Keimbläschen in die Spindel vor.

Da ich, wie gesagt, an diesen Richtungsspindeln Strukturen entdeckte, welche von den entsprechenden anderer Enchytraeiden und sogar einer als artgleich bezeichneten Form abwichen, mußte ich mir Gedanken darüber machen, ob die Eier wirklich dem Tiere zugehörten, bzw. ob es überhaupt Eier und nicht vielmehr Parasiten wären. Aber ich halte solche Bedenken für ganz überflüssig. Die Lage der Zellen entspricht völlig der von Eiern, und zwar eigenen Eiern des Tieres, ihr charakteristischer Dottergehalt und das Vorhandensein einer offenbar längere Zeit persistierenden Spindelfigur weisen nach derselben Richtung hin. Mit den bei Enchytraeiden beschriebenen Gregarinen (*Gregarina Enchytraei* Köll. und *Gonospora Pachydrili* Vejd.) ist nicht die geringste Ähnlichkeit vorhanden, noch weniger mit den opalinenartigen Parasiten, die ich übrigens in meinen Präparaten zahlreich im Darme fand.

Da die Eier durch den Druck der umgebenden Organe in verschiedenster Weise unregelmäßig deformiert waren, ist es nicht leicht, verläßliche Maßangaben über ihre Größe zu machen. Doch dürften die normalen Durchmesser meist um den Betrag von 250 μ schwanken. Die Spindel fand ich von keiner auffallenden Hofbildung umgeben, nur ganz in ihrer unmittelbaren Umgebung fehlten die großen Dotterelemente und bestand der Dotter bloß aus kleinen und kleinsten Kügelchen (Taf. V, Fig. 1, 3, 4, 9).

Schon die Form der Spindel, wie sie sich am besten auf einem genau medianen Längsschnitt zeigt, ist bemerkenswert und vom gewohnten Schema stark abweichend. Ihr axialer Durchmesser ist meist, wenn auch in verschiedenem Grade kleiner als ihr äquatorialer, die Spindel stellt also eine Art Rotationsellipsoid dar. Die Spindel der Fig. 1, Taf. V hatte einen Achsendurchmesser von 20 μ, einen Äquatordurchmesser von 30 μ. In den meisten anderen Fällen, die ich an gelungenen Längsschnitten untersuchen konnte, war das Verhältnis zugunsten der Achse verändert, so z. B. 21.5 μ : 24 μ (Fig. 4, Taf. V), 23.6 μ : 25.6 μ, 21.4 μ : 27 μ, näherte sich also in manchen Fällen der Kugelform sehr

stark. Dazu ist zu bemerken, daß kein Längsschnitt so genau durch die Spindelpole ging wie der der Fig. 1, Taf. V, die Spindelachse also schräg im Schnitte lag und das ermittelte Maß derselben infolge Projektion auf die Gesichtsfeldebene häufig als um ein Geringes zu klein zu betrachten ist. Eine Querschnittserie durch eine Spindel (es gehören dieser die Fig. 12, 15 und 16, Taf. V an) ergab als äquatorialen Durchmesser 27 μ, während die beiden Pole in dem ersten und sechsten Schnitte der zu 5 μ Dicke geschnittenen Reihe lagen. Wenn auch nicht anzunehmen ist, daß die beiden Centriolen gerade genau um den vollen Betrag der Gesamtdicke der sechs Schnitte ($6 \times 5\ \mu = 30\ \mu$) voneinander abstanden, so ist doch eine Distanz anzunehmen, die zwischen 20 und 30 liegt und die auch ganz gut bis nahe an die Äquatordimension von 27 μ heranreichen, also eine Kugelform der Spindel bedeuten kann. Von einer wirklichen Kugelform der Spindel kann natürlich nur der Längsschnitt völlig überzeugen. Ich fand diesen Fall, wenn auch relativ selten, verwirklicht (Taf. V, Fig. 5 und 6). In Fig. 5 hatte sowohl der polare, wie der äquatoriale Durchmesser die Ausdehnung von etwa 26 μ. Nie habe ich jedoch Spindeln gefunden, deren Achsendurchmesser den äquatorialen übertraf. Die Fig. 1 und 5, Taf. V stellen Extreme dar: Verhältnis der Achse zum Äquatorialdurchmesser 2 : 3 bzw. 1 : 1.

Man würde jedoch fehlgehen, wenn man annähme, daß die relativ längere Spindelachse, also die Streckung der Spindel, mit einem weiteren Fortschreiten des Zellteilungsprozesses Hand in Hand ginge. Das Gegenteil trifft zu. Die sehr flache Spindel der Fig. 1, Taf. V zeigt bereits ein Stadium der Anaphase, während die kugelförmige der Fig. 5, Taf. V erst ein Metaphasestadium (Mutterstern) aufweist. Daß eine Deformation der Spindel, entsprechend der durch die Lage bedingten Formveränderung des Eies eingetreten sei, ist nicht anzunehmen, vor allem bei der Kleinheit und rundlichen Gestalt des Gebildes. Viel eher glaube ich, daß die eigentümliche Formabweichung, welche bei Vejdovský die Spindeln der Fig. 85 und 87, bzw. die Umgebung ihrer Pole aufweisen, bei deren größerer Achsenlänge durch äußeren Druck verursacht sein kann, und bin nicht der Ansicht des Autors, der in dieser Erscheinung den Ausdruck einer Bewegung der Spindel sehen will.

Inwieweit die meridionale Längsschnittfigur der Spindel in den einzelnen Fällen von der strengen Ellipsenform abweicht, zeigen die Abbildungen besser als es eine Beschreibung vermöchte, und ich verweise diesbezüglich besonders auf die Fig. 1, Taf. V, welche die wechselnden Krümmungsgrade ihrer Oberflächenlinie deutlich demonstriert.

Wenn wir nun zur Betrachtung der einzelnen Bestandteile der Spindel

übergehen, will ich zunächst die Pole, d. h. die Centralgebilde einer solchen unterziehen.

Auf dem Längsschnitte erscheinen die Centriolen — als solche kann ich sie am ehesten ansprechen — als im Sinne der Spindelachsenrichtung plattgedrückte Gebilde, zunächst etwa einer biconvexen Linse (Taf. V, Fig. 1, 3) einigermaßen vergleichbar. Sieht man jedoch bei stärksten Vergrößerungen genauer zu, so ergibt sich eine andere Ansicht. Wenn man die Beobachtung einfach fassen will, so kann man sagen, das Centriol habe die Form einer Kugel, von deren Äquator ein ringförmiger Vorsprung ausgeht. Es ergibt sich also eine Figur, die am besten mit der strengen Profilansicht des Planeten Saturn (mit etwas schmälerem Ring!) zu vergleichen ist. Nicht immer erscheint diese vorspringende Leiste auf beiden Seiten der centralen Kugel gleich ausgebildet (Taf. V, Fig. 5 und 6), an einer Seite scharf abgesetzt (Taf. V, Fig. 8), kann sie oft auf der anderen Seite nur eine ganz ungefähre Andeutung dieses Verhaltens geben. Dies mag mit Zufälligkeiten der Färbungsextraktion zusammenhängen, jedenfalls wiegt der positive Befund der deutlichen Ausprägung dieser Leiste mehr als der negative. Querschnitte durch den Spindelpol zeigen ein kreisförmig begrenztes Gebilde (Taf. V, Fig. 12), von dessen Rand kurze radiäre Fortsetzungen ausgehen. Ich betone, daß diese kurzen Radien es nicht sein können, die am Spindellängsschnitt die Ringleiste vortäuschen, denn der Durchmesser des quergetroffenen Centriols ist genau gleich dem Durchmesser des »Saturnringes«. Er beträgt nur 3 μ, während der axiale Durchmesser des Gebildes, somit der des kugelförmigen Hauptkörpers etwa die Hälfte, manchmal sogar etwas weniger beträgt.

Von diesen Centriolen geht keine Strahlung in das umgebende Plasma, beziehungsweise in den Dotter hinein. Unbestimmte Andeutungen, die ich manchmal bemerkte, lassen mich diese Struktur im besten Fall als quantitativ ganz untergeordnet betrachten. Die radiären Fortsetzungen, die auf Flächenansichten der Centriolen (Querschnitten durch die Spindelpole) beobachtet und bereits erwähnt wurden, sind bloß die Ansätze der oberflächlichen Spindelfasern, von denen noch die Rede sein wird.

Die Substanz der Spindel ist aus außerordentlich feinen, dafür aber sehr zahlreichen Fasern zusammengesetzt. Ob deren, nur bei stärkster Vergrößerung erzielbare Sichtbarkeit und mangelhafte Färbbarkeit mit der Konservierung[1]) zusammenhängt, kann ich nicht sagen, da mir derzeit kein Kontrollmaterial zu Verfügung steht.

---

[1]) Sublimatkochsalzlösung oder Perenyisches Gemisch, Färbung mit Heidenhains Eisenhämatoxylin.

Jedenfalls macht die Spindel den Eindruck einer dichten, unbestimmten von Pol zu Pol verlaufenden Faserung, die natürlich in den peripheren Gebieten weit ausladende Kurven beschreiben muß. Auf Querschnitten durch die Spindel herrscht erwartungsgemäß der Eindruck einer äußerst fein punktierten Substanz vor. Eine Unterscheidung von Centralspindel und einer Mantelfaserung ist weder in der Anordnung noch in der Qualität der Fasern zu begründen. Dem entspricht auch die Verteilung der chromatischen Elemente durch die ganze Dicke der Spindel (Taf. V, Fig. 11, 15, 16). Eine bemerkenswerte Abweichung in der Beschaffenheit zeigen nur die oberflächlichen Fasern, deren Ansatz an die Centriolen bzw. deren polare, dem Äquator fast parallel verlaufende Abschnitte einen gewissen Grad von Färbbarkeit aufweisen. Schon auf den Fig. 1 und 2, Taf. V, die uns ziemlich genaue Spindellängsschnitte darstellen, sehen wir an der Spindelperipherie vier unscharfe dunkle Flecke, die die Eckpunkte eines dem Spindeldurchschnitt eingeschriebenen Rechteckes bilden. Betrachtet man mehr seitlich gefallene Schnitte (Fig. 3, Taf. V, untere Hälfte, Fig. 9, Taf. V, oben und unten), so bemerkt man eine dem Äquator parallel laufende, manchmal mehr, manchmal weniger scharfe Linie, oft auch ein breiteres, unscharfes, schattenartig aussehendes Band von der gleichen Verlaufsrichtung. Dieses ist auch auf vielen Spindellängsschnitten recht gut zu sehen, z. B. Fig. 2 und 4, Taf. V. Querschnitte durch die entsprechende Region der Spindel zeigen einen dunklen Ring (Fig. 10, Taf. V). Die dunkle Linie löst sich in eine Menge dicht gelagerter, intensiv färbbarer Körnchen auf (Taf. V, Fig. 3, 9), der dunkle Schatten hingegen erscheint als eine Art Verdichtung der Fasern in dieser Region. Man muß sich also aus diesem Verhalten folgende Vorstellung bilden. In einiger Entfernung vom Pol, etwa in der Lage eines Parallelkreises oder noch genauer eines Polarkreises, sind die Spindelfasern bis in eine gewisse Tiefe der Spindeldicke hinein eine kurze Strecke weit und in unscharf abgegrenzter Weise verdichtet, beziehungsweise etwas dunkler färbbar, und an der Spindeloberfläche sind ihnen kleine Körnchen ein- oder angelagert. Dadurch entsteht eine schattenhafte Polarkreisschichte und ein ihr angelagerter Körnchenkranz.

In den Abbildungen Vejdovskýs spielen große, kugelförmige, in der Regel scharf abgegrenzte Centroplasmen eine hervorragende und bestimmende Rolle. Ich konnte von diesen Dingen kaum etwas bemerken. In Taf. V, Fig. 1 fehlt jede Andeutung einer solchen, die Centriolen einhüllenden Masse, doch drängt sich in einigen andern Fällen (Taf. V, Fig. 2, deutlicher oben, Fig. 4 unten, Fig. 5 an beiden Polen, Fig. 6 oben, Fig. 8 oben) der Eindruck einer lockeren, netzig strukturierten, unscharf

begrenzten, etwas plattgedrückten und namentlich gegen die Polarkreisschicht der Spindel fast eben begrenzten Plasmamasse auf, die ganz wohl einem Centroplasma entsprechen könnte. Es würde also in solchem Falle die eigentliche Spindel (Tonne!) erst mit dem Polarkreisband beginnen und dieses eben die Grenze gegen das Centroplasma bedeuten. Da aber einerseits diese Centroplasmen oft ganz fehlen (Taf. V, Fig. 1), andererseits auch im Falle ihres Vorhandenseins der flache, in Taf. V, Fig. 1 scharf ausgeprägte Endkegel der Spindel, an dessen Spitze das Centriol liegt, als besonderer Sektor des Centroplasmas, obgleich etwas weniger scharf begrenzt, nachweisbar bleibt (Taf. V, Fig. 2), folgt daraus, daß die eigentliche Spindel bis ans Centriol reicht und die morphologische Ausbildung des Centroplasmas eine vergleichsweise untergeordnete Stufe erreicht, die man vielleicht als rudimentär bezeichnen kann, da ja alle verwandten Arten nach Vejdovský wohlausgebildete Centroplasmen aufweisen. Als in entfernter Hinsicht verwandt mit dieser mangelhaften Centroplasmenausbildung könnte der Zustand betrachtet werden, den Vejdovský in seiner Fig. 107, die erste Richtungsspindel von *Fridericia hegemon* betreffend, vorführt. Hier handelt es sich um ein unscharfes, gegen die Spindeltonne etwas abgeflachtes, lockerer strukturiertes Centroplasma. Die hier besonders hervorgehobene bündelweise Zusammenfassung und dadurch bedingte Verdeutlichung der Zugfasern habe ich an meinem Objekte allerdings nicht beobachtet. Auch sonst ist zwischen dieser Figur und meinem Befunde keinerlei Ähnlichkeit in irgendeinem Punkte nachzuweisen.

Die Äquatorialebene der Spindel ist endlich — und hier wird am besten auf die Anaphase Taf. V, Fig. 1 verwiesen — von einer Schicht stärker färbbarer feiner Körnchen eingenommen, die auf Längsschnitten, wie dem eben genannten als dunkle körnige Linie, auf Querschnitten (wie Taf. V, Fig. 15 und 16) als eine Summe dichtgedrängter dunkelgrauer Pünktchen erscheint. Die beiden Fig. 15 und 16, Taf. V, die uns noch bei anderer Gelegenheit beschäftigen werden, stellen zwei benachbarte, etwas schief orientierte Äquatorialquerschnitte dar, wodurch die Äquatorialebene auf jedem Schnitte nur ungefähr zur Hälfte erscheint. Geht ein Schnitt nicht ganz genau längs durch die Spindel, so erscheint natürlich der Anteil der darin enthaltenen Körnchenplatte als ein dunkleres Band (Taf. V, Fig. 7). Will man diese Struktur an etwas Bekanntes anknüpfend bezeichnen, so dürfte der Ausdruck »Zellplatte« oder »Spindelplatte«, wie er ja vielfach für analoge Befunde auch an tierischen Zellen angewandt wurde, hier vollkommen am Platze sein. Ohne für die nun zu äußernde Vermutung den exakten Beweis erbringen zu können,

möchte ich glauben, daß die Körnchen dieser Zellplatte wie anderwärts so auch hier, in die Mitte der von Pol zu Pol durchlaufenden Spindelfasern eingeschaltet sind, mit Ausnahme jener mit Notwendigkeit anzunehmenden, welche sich an die chromatischen Elemente ansetzen. Denn die Chromatinelemente sind, wenigstens im Stadium der Äquatorialplatte oder des Muttersternes natürlich genau in der Ebene der Spindelplatte gelegen, und es müssen ihnen Lücken in deren Körnchenanordnung entsprechen. Tatsächlich erscheint sogar um jeden Chromatinteil ein schmaler, lichter, von Plattenkörnchen freier Saum. Wenn also an die Chromatinelemente sich überhaupt Fasern ansetzen, woran ja nicht zu zweifeln ist, so nehmen vorläufig im Muttersternstadium sie selbst die Stelle der Plattenkörnchen ein, und es können solche höchstens erst dann auftreten, wenn die chromatischen Stücke in der Anaphase die Äquatorialebene verlassen haben. Somit kommen wir auf indirektem Wege zur Annahme zweier verschiedener Fasern in der Spindel, der zahlreichen, an der Bildung der Spindelplatte schon im Muttersternstadium beteiligten und der relativ wenigen, vereinzelt liegenden, die wir den Zugfasern gleichzusetzen haben, wenn auch, wie gesagt, ein optischer oder struktureller Unterschied nicht nachgewiesen werden kann.

In der Spindelsubstanz treten, wenn auch nicht mit voller Regelmäßigkeit, Vacuolen auf, von denen häufig eine besonders große etwa das Centrum einnimmt (Taf. V, Fig. 7, 15, 16), während, als ziemlich unregelmäßiger Befund, mehr in der Peripherie kleinere vorkommen können (Taf. V, Fig. 15, links, unscharf eingestellt).

Wenn ich die Chromosomen betreffend mich auf einige wenige Andeutungen beschränke, so geschieht dies aus dem Grunde, weil die hier vorliegende ausschließliche Beobachtung eines einzigen Stadiums jeden Anlaß zu Erörterungen über die Herkunft der Reifungschromosomen und über das Reduktionsproblem ausschließt. Nur ein paar tatsächliche Angaben mögen gemacht werden. Die Chromosomen sowohl der Metaphase- als der Anaphasefiguren haben meist die Gestalt von Doppelstäbchen mit parallel gestellten Komponenten, die im Sinne der Spindelachse orientiert sind. Die Länge dieser Doppelstäbchen oder Dyaden ist eine sehr geringe, so daß ich an einer in Fig. 1, Taf. V bloß die Länge von etwa 1.5 μ. In gewissen Metaphasefiguren fand ich jedoch neben parallelen Doppelstäbchen die schon lange bekannten und auch von Vejdovský für Enchytraeiden und andre Oligochäten beschriebenen S- und Kreuzformen, die offenbar Übergangsbilder von der Metaphase zur Anaphase darstellen (Taf. V, Fig. 2 rechts). Mich interessierte auch die Zahl der Chromosomen, und wie Vejdovský hielt

ich mich dabei an sorgfältige Zählungen sowohl der Längsschnitte wie der Querschnitte. Letztere gaben mir weitaus exaktere Resultate. Während aber zufällig (infolge der Einlagerung von Nucleolen) gerade jene idealen Querschnitte, die die ganze Äquatorialplatte enthielten, nur ungefähre Resultate ergaben (die Nucleolen störten die Zählung), ergab das nucleolenfreie Objekt der Fig. 15 und 16, Taf. V ein einwandfreies und völlig befriedigendes Zählresultat. Kopien der beiden Figuren wurden, wobei Objekte der Umgebung als Definierpunkte gewählt wurden, sorgfältig übereinander projiziert, und es ergab sich, daß von den zwölf Dyaden der Fig. 15 und den fünfzehn der Fig. 16, Taf. V drei einander völlig deckten, woraus hervorging, daß es sich hier um drei identische Dyaden handelte, die eben zerschnitten waren. Es sind dies, wie auch aus der Vorstellung des Schnittverlaufes ohne weiteres hervorgeht, jene, die an der Grenze der beiden Gruppen liegen, also die zwei untersten und die oberste in Fig. 15, Taf. V und die leicht auffindbaren entsprechenden am linken Rand der Chromosomengruppe in Fig. 16, Taf. V. So haben wir also festgestellt, daß die Richtungsspindel von *Enchytraeus humicultor* 24 Dyaden enthält. Vejdovský fand für das gleichbenannte Objekt 16.

Gleichfalls im Innern der Spindel, jedoch in wechselnder Lage, manchmal ganz oberflächlich und wieder andere Male fast im Centrum fanden sich Anhäufungen von Gebilden, die man am ehesten als Nucleolen bezeichnen kann (Taf. V, Fig. 8 rechts, 9). Lange Zeit glaubte ich es mit durch den Schnitt verstreuten Dotterkugeln zu tun zu haben, aber der Vergleich zweier aufeinander folgender Schnitte (Taf. V, Fig. 13, 14), welche die fast gleiche Anordnung der Gruppen dieser Körper, dabei keinerlei Zerreißungen oder Überlagerungen zeigten, ferner das etwas andere färberische Verhalten (hellere, mehr durchscheinende Färbung mit Eisenhämatoxylin gegenüber tiefschwarzer opaker der Dotterkugeln) kennzeichnen diese Körper als etwas anderes und das können in erster Linie nur Nucleolen sein. Man wird begreifen, daß bei der Kleinheit aller in Betracht kommender Objekte die verläßliche Entscheidung, ob ein kleiner schwarzer Körper im Bereiche einer Nucleolengruppe ein Nucleolus oder ein Chromosom sei, unter Umständen schwer sein kann (Taf. V, Fig. 11). Trotzdem läßt auch dieses Bild fast mit Sicherheit auf die Dyadenzahl 24 schließen.

Hiermit glaube ich mit genügender Ausführlichkeit die Richtungsspindeln des von mir als *Enchytraeus humicultor* Vejd., *albidus* Henle bestimmten Wurmes beschrieben zu haben und will zur Übersicht in tabellarischer Weise die Hauptmerkmale aus Vejdovskýs und meiner Beschreibung einander gegenüberstellen. Hierzu bemerke ich, daß ich

für die Beurteilung der absoluten Größe der Vejdovskýschen Spindeln nur so geringe Anhaltspunkte besitze, daß ich lieber darauf verzichte. Wenn man aber annehmen will, daß in beiden Fällen die maximale Größe der Dotterkugeln die gleiche gewesen sei, so ergibt sich aus der Vergleichung etwa von Fig. 88 bei Vejdovský (von mir in der nebenstehenden Textfigur etwas verkleinert wiedergegeben) mit meiner Fig. 1 oder selbst 5, Taf. V, daß, um nur die Spindellänge zu berücksichtigen, Vejdovskýs Spindeln die meinen auch absolut um ein Mehrfaches an Länge übertroffen haben müssen.

Nach Vejdovský.

Wie man sieht, mehr als ein ganzes Dutzend wesentlicher Merkmale, davon die meisten exakt bestimmbar, beziehungsweise ausdrücklich beschrieben und nur eines, nämlich das Verhältnis der Spindellänge zum Eidurchmesser aus Vejdovskýs

	Vejdovský	Joseph
Spindelform	gestreckt tonnenförmig bis zylindrisch	etwa rotationsellipsoidisch
Verhältnis von Spindellänge (l) zu Spindelbreite (b)	$l > b$ 4 : 1	$l \leqq b$ 1 : 1 bis herab zum Verhältnis 2 : 3 (4 : 6)
Verhältnis von Spindellänge zum nngef. Eidurchmesser	etwa 4 : 11	etwa 1 : 12 (4 : 48)
Spindelfaserung	deutlich	sehr fein, nndeutlich
Centriolen	punktförmig	»saturnförmig«
Centroplasmen	groß, kugelig	keine oder rndimentär
Polstrahlnng	deutlich	keine
»Polarkreise«	keine	vorhanden
Zellplatte	keine	vorhanden
Spindelvacuolen	keine Angabe	vorhanden
Nucleolen	keine Angabe	im Spindelinnern
Dyadenlänge	4 μ	1,5 μ
Dyadenzahl	16	24
Beobachtete Karyokinesestadien	Metaphase	Metaphase und Anaphase

Fig. 88 durch schätzungsweise Ergänzung des nicht mitgezeichneten Eiteiles ermittelt, und in keinem einzigen auch nur ein Hauch von Übereinstimmung.

Die Angelegenheit würde kaum eine Spur an Interesse verlieren, wenn ich auch meiner Sache mit der Diagnose *Enchytraeus humicultor* Vejd. nicht so sicher wäre, als ich es bin. Oder sollten wirklich zwei verschiedene Formen vorliegen, die sich in keinem anderen Merkmale als bloß in der Beschaffenheit der Richtungsspindeln unterscheiden? Aber selbst wenn mein Tier sich als falsch diagnostiziert erweisen sollte, ein sicherer Enchytraeide bleibt es doch, und da ist es immer noch mehr als auffallend, daß die große Einheitlichkeit im Bau der Richtungsspindeln dieser Familie, die aus Vejdovskýs Arbeit hervorgeht, durch diesen einen Typus so durchbrochen wird. Man denke — große Differenzen der Chromosomenzahl sind uns auch bei ganz nahe verwandten Arten, ja bei Varietäten der gleichen Art nichts Ungewohntes mehr — nur an das Verhalten der Centroplasmen, die in Vejdovskýs Darstellung als riesige Kugeln erscheinen, bei mir dagegen nahezu oder völlig vermißt werden und deren Fehlen auch nicht aus irgendwelchen technischen Mängeln erklärt werden kann. Denn meine Objekte sind gewiß hinreichend gut konserviert und gefärbt, aber andererseits wäre ja auch für die riesigen Centroplasmen an den entsprechenden Orten (z. B. Taf. V, Fig. 1) meist kein Platz. Das Neuartige und Eigenartige meiner Befunde, so die auffallende Form der Spindel und der Centriolen, die Spindelplatte, die »Polarkreise« seien in diesem Zusammenhange noch einmal hervorgehoben. Daß mein Objekt pathologisch verändert sei, dafür ist keinerlei Anhaltspunkt vorhanden, Unregelmäßigkeiten sind auch ausgeschlossen, da alle Eier die gleichen Verhältnisse zeigen, der Verdacht, es handle sich überhaupt nicht um die Eier des Tieres, kann ernstlich kaum in Frage kommen. Endlich wäre vielleicht die Annahme zu erwägen, daß meine Spindeln frühere oder spätere Stadien der von Vejdovský beobachteten seien und durch Übergänge mit ihnen verbunden sein könnten. Auch das ist unmöglich, wenn man bedenkt, daß es sich ja um identische Karyokinesemomente in beiden Fällen handelt, und beiderlei Spindeln offenbar voll ausgebildete Erscheinungen von längerer Dauer (Persistenz des Bereitschaftszustandes in der Leibeshöhle) darstellen.

Soweit mir jene Literatur, die sich mit der Beschreibung von Richtungsspindeln, beziehungsweise Spindeln überhaupt befaßt, erinnerlich und zugänglich ist, kann ich mich nicht entsinnen, Strukturen, die mit gewissen von mir hier beigebrachten übereinstimmen, gesehen zu haben.

Eine mühsame Durchsicht des ungeheueren Literaturmaterials hätte vielleicht die Mühe nicht gelohnt, obzwar es mir etwas sonderbar erscheint, daß ein Objekt, wie das meine, noch nicht untersucht worden sein sollte. Aber da vor allem einer der besten Enchytraeidenkenner, Vejdovský, nichts Ähnliches erwähnt, fühle ich mich einigermaßen gedeckt. So kann ich also mit einem gewissen Vorbehalt auf den Befund der polarkreisartigen Bildung an den Richtungsspindeln von *Enchytraeus* als neu hinweisen, der zwar vielleicht noch einer weiteren Analyse fähig wäre. Und ein Wort sei mir nur über die Centriolen meines Objektes gestattet. Ich habe in einer früheren Arbeit über die Amöbocyten von *Lumbricus* die Teilkörpertheorie M. Heidenhains insofern einer Kritik unterzogen, als ich diese Lehre gerade im Falle der Centriolen für nicht probebeständig fand. Ich will die ganze Diskussion hier nicht von neuem vorbringen, sondern nur das eine betonen, daß ich Heidenhains Ansicht, es handle sich in den Centriolen um »histologische Elementarkörper niederster Ordnung« durch eine Anzahl von Tatsachen zu entkräften suchte: Besondere Größe gewisser als Centriolen zu bezeichnender Gebilde, kompliziertere Struktur in solchen und nicht zum mindesten die von der einfachen Kugelform in erheblichem Grade abweichende Gestalt vieler Centriolen (Ellipsoid-, Stäbchen-, Hakenform usw.). Auch diesmal liegt ein Fall von Centriolen vor uns, der sowohl in der beträchtlichen Größe wenigstens einer Dimension (bis 3 μ) und in der durchaus eigenartigen Form — ich nannte sie mangels eines präzisen besseren Ausdruckes saturnartig —, wiederum einen Beitrag liefert zu der Annahme, daß es sich bei diesem Zellorganell nicht bereits um eine morphologische Stufe niedersten Grades, sondern um etwas möglicherweise in sich noch in gewissem Grade Komplizierteres handeln müsse. Bekanntlich hat auch Boveri Heidenhain in diesem Punkte bekämpft, und des letzteren Argument, die einfache kugelige Form der Centriolen sei ein Kennzeichen einer morphologisch nicht mehr teilbaren Einheit, mit der launig-ironischen Bemerkung bedacht: »weil sie drehrund sind — wie die Himmelskörper«. Vielleicht ist es nicht ganz ohne Beweiswert, wenn ich nunmehr einen komplizierter gestalteten Himmelskörper als Formanalogon für eine Centriolensorte einführe.

(Der Inhalt dieser Abhandlung wurde, namentlich was die cytologische Seite betrifft, schon in einem Vortrage auf dem VIII. Internationalen Zoologenkongreß zu Graz 1910 mitgeteilt. Die damals geplante sofortige Publikation verzögerte sich außer durch die Determinationsbedenken auch dadurch, daß mir die Präparate während des auf den Kongreß folgenden Sommerurlaubes in Verstoß gerieten und erst später —

beschädigt — wieder aufgefunden wurden. Neues identisches Material konnte nicht erlangt werden, und so entschloß ich mich jetzt endlich, die trotz ihrer Beschädigung in den für diese Untersuchung maßgebenden Teilen durch einen glücklichen Zufall nicht alterierten Präparate als alleinige Grundlage dieser Mitteilung zu benutzen.)

Literaturverzeichnis.

(Nur die unmittelbar zitierte, namentlich auf Enchytraeiden bezügliche Literatur ist aufgenommen, die ausgedehnte cytologische Literatur blieb hier unberücksichtigt.)

Joseph, H. Untersuchungen über die Stützsubstanzen des Nervensystems, nebst Erörterungen über deren histogenetische und phylogenetische Deutung. Arb. a. d. zool. Inst. d. Univ. Wien u. d. zool. Station in Triest. Bd. XIII. 1902.

—— Beiträge zur Flimmerzellen- und Centrosomenfrage. Ebenda. Bd. XIV. 1902.

—— Die Amöbocyten von Lumbricus. Ein Beitrag zur Naturgeschichte der cellulären Centren. Ebenda. Bd. XVIII. 1909.

Mayer, Lore, Die intracellulären Fibrillen in den Epithelzellen von Oligochäten und Polychäten und das Skelett der Muskelzellen. Arch. f. Zellforsch. Bd. XI. 1913.

Michaelsen, W. Untersuchungen über Enchytraeus Möbii Mich. und andre Enchytraeiden. Kiel 1886.

—— Oligochaeta in: Das Tierreich. 10. Lief. Berlin 1900.

Polowzow, W. Über kontraktile Fibrillen in einer Flimmerepithelart und ihre funktionelle Bedeutung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXIII. 1903.

Vejdovský, F. Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Oligochäten. I. Monographie der Enchytraeiden. Prag 1879.

—— System und Morphologie der Oligochäten. Prag 1884.

—— Neue Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung. Abh. Königl. böhm. Ges. d. Wiss. Prag 1907.

Tafelerklärung.

(Taf. V.)

Die Photogramme sind mit Zeiss apochr. hom. Imm. 1,5 mm und 2 mm (Ap. 1,40) und den Projektionsocularen 2 und 4 angefertigt. Die Inkongruenzen der Vergrößerungen (z. B. zwischen Fig. 1 und 4) erklären sich aus Differenzen der angewandten Balglänge.

Die Abbildungen betreffen durchwegs erste Richtungsspindeln.

Fig. 1. Nahezu genauer Längsschnitt durch eine sehr flache Spindel ($l : b = 20\mu : 30\mu$). Die Centriolen, namentlich das untere nicht ganz scharf. Anaphasestadium, deutliche Zellplatte, Durchschnitte der »Polarkreise«. 2 mm. Oc. 2. Vergr. 1000 mal.

Fig. 2. Ähnliche, etwas höhere Spindel. Metaphasestadium, Centroplasmen, Polarkreisschichten, rechts ein S-förmiges Chromatinelement. 1,5 mm. Oc. 4. Vergr. 1200 mal.

Fig. 3. Anaphasestadium, Zellplatte. Etwas schiefe Schnittrichtung, daher oben Centriol, unten Polarkreis (oberflächlicher Körnerkranz) getroffen. 2 mm. Oc. 2. Vergr. 1000 mal.

Fig. 4. Metaphasestadium, nicht ganz genauer Längsschnitt. Polarkreisschichten, unteres saturnförmiges Centriol mit Centroplasma (auch oben Centroplasma getroffen). ($l : b = 21{,}5\ \mu : 24\ \mu$). 1,5 mm. Oc. 2. Vergr. 600 mal.

Fig. 5. Kugelförmige Spindel, Längsschnitt, Metaphase. $l = b = 26\ \mu$. Oberes Centriol deutlich saturnförmig, scharf eingestellt, Centroplasma. 1,5 mm. Oc. 4. Vergr. 1200 mal.

Fig. 6. Ähnliche Spindel, besonders deutliche Saturnform des Centriols. 1,5 mm. Oc. 4. Vergr. 1200 mal.

Fig. 7. Schräger seitlicher Schnitt durch eine Spindel, Zellplatte teilweise als unscharfes dunkles Band erscheinend, Vacuole, oben und unten Körnerkranz des Polarkreises getroffen. 1,5 mm. Oc. 4. Vergr. 1200 mal.

Fig. 8. Nicht ganz kugelförmige Spindel, Metaphase, rechts (unscharf) Nucleolengruppe. Ein Centriol (oben) mit ungleichseitiger Ausbildung (Färbung?) des Saturnringes. 1,5 mm. Oc. 4. Vergr. 1200 mal.

Fig. 9. Seitlicher Längsschnitt. Ein großer Nucleolus, oben und unten Körnerkranz des Polarkreises getroffen. 2 mm. Oc. 2. Vergr. 1000 mal.

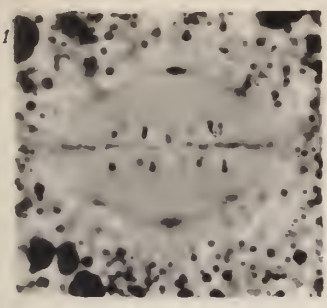
Fig. 10. Horizontalschnitt durch die Polarkreisschicht. 1,5 mm. Oc. 4. Vergr. 1200 mal.

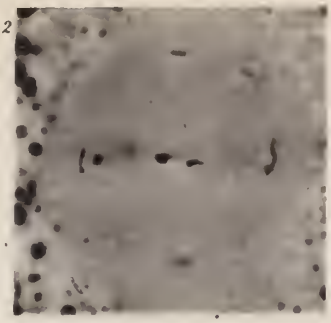
Fig. 11. Horizontalschnitt durch die Äquatorialplatte eines Metaphasestadiums, trotz einer kleinen Nucleolengruppe (unter der Mitte) die Dyadenzahl 24 mit ziemlicher Sicherheit feststellbar. 1,5 mm. Oc. 2. Vergr. 600 mal.

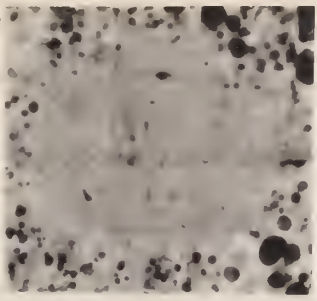
Fig. 12. Horizontalschnitt des Centriols, radiäre Fäden (aus derselben Spinde wie Fig. 15 und 16). 2 mm. Oc. 2. Vergr. 1000 mal.

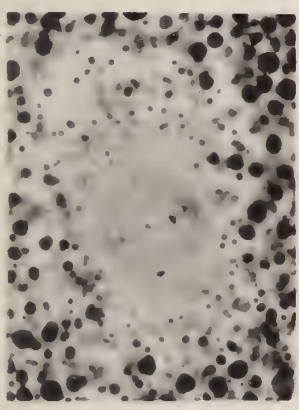
Fig. 13 und 14. Zwei aufeinander folgende Schrägschnitte einer Spindel mit einer Gruppe größerer Nucleolen. Chromosomen unscharf. 1,5 mm. Oc. 2. Vergr. 600 mal.

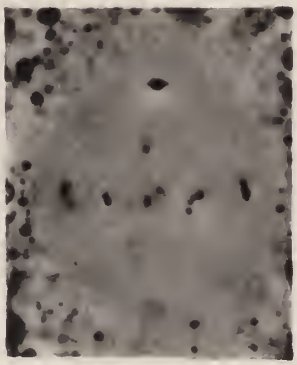
Fig. 15 und 16. Zwei aufeinander folgende etwas schräge Querschnitte durch eine Metaphase. Centrale größere Vacuole, periphere kleinere (unscharf) in Fig. 15 links. Die beiden Hälften der Zellplatte als dunkle Körnerfelder erkennbar, darin die Chromatindyaden, in der linken Figur deren 12, in der rechten 15, ergeben durch Übereinanderprojektion die Zahl 24. 1,5 mm. Oc. 2. Vergr. 600 mal.

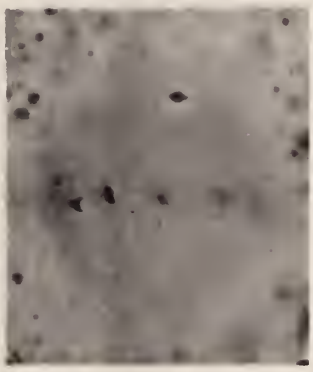

1

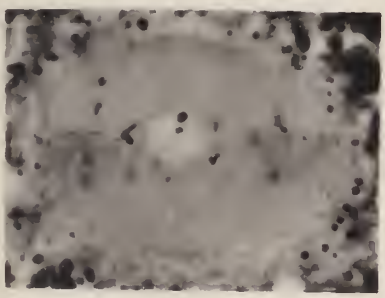

2

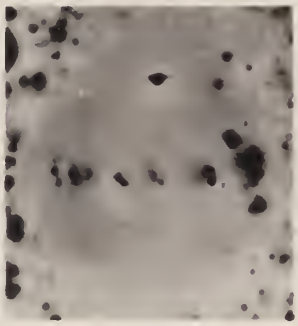

3

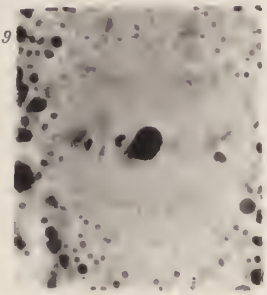

4

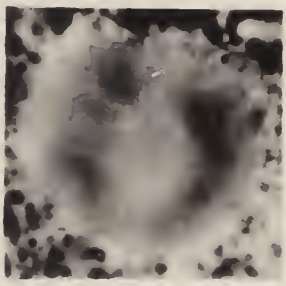

5

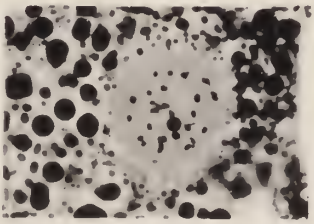

6

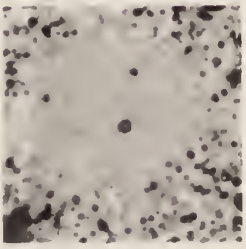

7

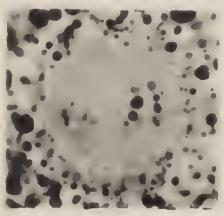

8

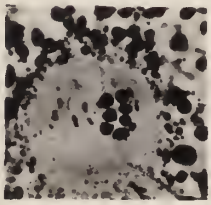

9

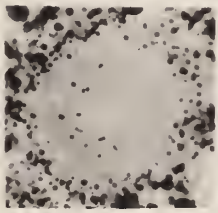

10

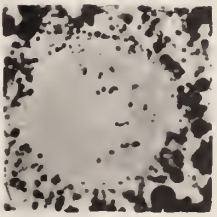

11


12


13


14


15


16

Josephphot. Verlag v Wilhelm Engelmann, Leipzig Lichtdruck v C G Roder, G m b H Leipzig.

Referate.

FEDERLEY, HARRY (Helsingfors), Chromosomenstudien an Mischlingen.

Seinen interessanten Chromosomenstudien an *Pygaera*-Bastarden 1913 (Referat Arch. f. Zellf. Bd. XI. S. 481) und *Smerinthus*-Mischlingen 1914 (Ref. Arch. f. Zellf. Bd. XIII. S. 463) läßt FEDERLEY eine Reihe neuer, analoger Untersuchungen folgen. Die in rein cytologischer wie auch in vererbungstheoretischer Hinsicht gleich wichtigen Ergebnisse der zitierten Arbeiten sind kurz folgende:

1. Die Chromosomen behalten ihre Individualität in der F_1 und F_2-Generation bei, trotzdem sie sich in artfremdem Plasma befinden.

2. Eine Chromosomenconjugation fehlt entweder ganz oder wenigstens teilweise. Mit zunehmender Entfernung in der systematischen Verwandtschaft scheint die Chromosomenaffinität abzunehmen.

3. Fehlt die Conjugation, so fällt auch die Reduktionsteilung aus. Die Gameten erhalten das volle väterliche und mütterliche Sortiment.

4. Die sekundären Bastarde besitzen eine triploide Chromosomenzahl, entstanden aus der Summierung der Chromosomenzahl des Bastardes mit der haploiden der reinen Elternart.

5. Im sekundären Bastard conjugieren sehr wahrscheinlich die artgleichen väterlichen und mütterlichen Chromosomen. Die artfremden bleiben univalent.

6. F_1-Inzucht der Gattungs-, Art- und Rassebastarde ist meist steril.

7. »Die auffallende Correlation zwischen Spaltung der Eigenschaften in F_2 und Fruchtbarkeit einerseits, sowie konstant-intermediäre Vererbung und Unfruchtbarkeit anderseits, dürfte durch vollständige Affinität zwischen den Chromosomen im ersten Falle und fehlende oder unvollständige Affinität mit ausbleibender Conjugation und Reduktion im zweiten Falle ihre Erklärung finden.«

Die neuen Arbeiten bringen prinzipiell nichts Neues, ergänzen und bestätigen die alten aber in willkommener Weise.

I. Die Chromosomenconjugation bei der Gametogenese von *Smerinthus populi* var. *austanti* × *populi*. Ein Beitrag zur Frage der Chromosomenindividualität und der Gametenreinheit. Öfversigt af Finska Vetenskaps-Societetens Förhandlingar. Bd. LVII. 1914—1915. Afd. A. No. 26. S. 1—36.

Smerinthus populi besitzt in seinen Spermatocyten 28 Chromosomen. Die Variation *austanti* konnte daraufhin nicht untersucht werden; sehr wahrscheinlich besitzt sie ebenfalls 28 Chromosomen.

Die Spermatogenese im Bastarde verläuft bis zur ersten Reifeteilung vollständig normal. Erst hier enthüllt sich die Mischlingnatur. Von 86 ausgezählten Äquatorialplatten besitzen:

27	Spermatocyten	28	Chromosomen
30	»	29	»
17	»	30	»
4	»	31	»
3	»	32	»
5	»	33	»

Die Zellen ein und derselben Cyste verhalten sich dabei ganz verschieden, trotzdem sie von einer Mutterzelle abstammen. Die Untersuchung der Ovogenese bietet außerordentliche Schwierigkeiten. Da dem Verf. zudem nur ein kleines Material zur Verfügung stand, ließ sich nur so viel feststellen, daß von vier Äquatorialplatten der ersten Reifeteilung, die im eben abgelegten Ei angetroffen werden, und die auf einen Schnitt zu liegen kamen, alle 28 Chromosomen besaßen. Zwei zerschnittene Platten scheinen 29 Chromosomen zu haben. Das läßt die Vermutung zu, daß wohl in der Ovogenese dieselben Variationen in der Chromosomenzahl vorkommen, wie in der Spermatogenese.

Federley glaubt, daß die Tatsache der Variabilität in der Chromosomenconjügation der Individualitätshypothese widerspreche. Da keine anormalen caryokinetischen Bilder beobachtet wurden, ist eine Verschmelzung von Chromosomen, wie sie bei andern Bastarden sicher vorkommt, nicht wahrscheinlich. Somit steht fest, daß die Zahl der conjugierenden Chromosomen verschieden ist. Das setzt qualitative Veränderungen voraus. Die neuen Chromosomenindividuen sind nicht mehr identisch denjenigen der Gametenmutterzelle; die Individualitätshypothese aber verlangt, daß die homologen Chromosomen aller Zellen der Keimbahn gleichwertig sind. [Dieser Einwand dürfte wohl kaum überzeugend sein! Ref.]

Wie verhalten sich diese cytologischen Ergebnisse zu denjenigen der experimentellen Vererbungsforschung? Standfuss sagt, und beruft sich dabei auf 32 ziemlich individuenreiche Zuchten, daß in der F_2-Generation das Gesamtkolorit ein deutlich mendelndes Merkmal ist, während mit Rücksicht auf alle übrigen Merkmale stets wieder so konstante Zwischenformen resultieren, wie sie nur für echte Artbastarde charakteristisch sind. Im Gegensatz dazu scheinen nun die cytologischen Verhältnisse bei der Reifung der Gameten des Bastardes *austanti* × *populi* zu beweisen, daß neben einer echten Mendelspaltung — die Folge der reduktionellen Teilung der conjugierten Chromosomen — eine bunte Mannigfaltigkeit von Formen in der F_2-Generation auftreten sollte — die Folge der verschiedenen Chromosomengarnituren. Federley führt diese Disharmonie darauf zurück, daß in erster Linie wohl nur diejenigen Gameten, in denen 28 oder vielleicht 29 Chromosomen vorhanden waren, miteinander lebensfähige Brut erzeugten; während die Gameten mit 30—33 Chromosomen nicht entwicklungsfähig waren. Tatsächlich ist auch der Prozentsatz der absterbenden Tiere der F_2-Zuchten nicht gering. Dazu kommt noch, daß sowohl in den Zuchten von Standfuss (09. S. 72), als auch in analogen Kreuzungen des Verfassers, vereinzelte, ganz und gar abweichende Individuen auftraten, die neue Merkmale, die in der ganzen Gattung sonst nicht vorhanden sind, zeigten. Sehr wahrscheinlich haben wir darin Formen mit extremen Chromosomengarnituren.

II. Die Spermatogenese des Bastards *Dicranura erminea* ♀ × *D. vinula* ♂. Ebenda. Bd. LVII. 1914—1915. Nr. 30. S. 1—26.

Schon bei den Artbastarden von *Pygaera*, dann aber auch bei dem Rassenmischling *S. occellata* × var. *planus* machte sich unter den Chromosomen, scheinbar im Gegen-

satz zur mangelnden Affinität während der Conjugation, eine Tendenz zum Verklumpen bemerkbar. Ganz besonders auffällig tritt sie bei einem *Dicranura*-Bastard auf. *D. vinula* besitzt haploid 21 Chromosomen, *D. erminea* dagegen 28. Im Bastarde *erminea* ♀ × *vinula* ♂ verläuft die Spermatogenese anfangs ganz normal. Auffällig aber sind in dem Postsynicesisstadium die dünnen Chromatinschleifen, die bei den reinen Eltern auf diesem Stadium dicker sind. Daraus folgert Federley wohl mit Recht, daß beim Bastard die Conjugation unterblieben ist [der andre Schluß, daß die bei den reinen Arten vermutlich vorliegenden Doppelfäden auf Parallelconjugation schließen lassen, ist keineswegs beweiskräftig]; tatsächlich zeigen auch die Äquatorialplatten der ersten Reifeteilung, daß nur eine mangelnde Chromosomenaffinität besteht. Es können 29—45 Chromosomen gezählt werden, wobei meist ein oder mehrere unförmig große Chromosomen die Aufmerksamkeit auf sich lenken. Zweifellos verschmelzen mehrere Individuen zu einem Chromatinklumpen (Chromatolyse). Die Anomalien in der zweiten Reifeteilung sind noch größer. Normale Spermatozoen werden wohl nur selten gebildet. Damit stimmt überein, daß Rückkreuzungen meist erfolglos sind.

Federley vergleicht diese chromatolytischen Prozesse unter anderm mit der Chromatinelimination der Baltzerschen Echinidenbastarde. Auch hier vertragen sich artfremde Chromosomen eine Zeit lang. Aber schon auf dem Stadium der Gastrulation zeigt sich bei gewissen Bastarden eine antagonistische Wirkung und die artfremden Chromosomen werden eliminiert.

III. Die Spermatogenese des Bastards *Chaerocampa porcellus* ♀ × *elpenor* ♂. Ebenda. Bd. LVIII. 1915—1916. Nr. 12. S. 1—17.

Um der Frage weiter nachzugehen, ob ein Parallelismus besteht zwischen der Verminderung der Chromosomenaffinität und zunehmender Entfernung im System, untersucht Federley noch den Bastard *Chaerocampa porcellus* × *elpenor*.

Elpenor besitzt haploid 29 Chromosomen, *porcellus* ebenfalls. Sonderbarerweise (nach den Ergebnissen der andern Artkreuzungen!) verläuft die Bastardspermatogenese genau gleich wie bei den Elternarten. Abgesehen von zwei Äquatorialplatten der ersten Reifeteilung mit 30 Chromosomen, sind auch hier 29 Chromosomen vorhanden. [Ob die Bastardnatur des gekauften (!) Materiales ganz sicher steht? Ref.]

J. Seiler (Berlin-Dahlem, Kaiser-Wilhelm-Institut für Biologie).

J. W. H. Harrison, B. Sc., and L. Doncaster, Sc. D. On Hybrids between Moths of the Geometrid Sub-Family *Bistoninae*, with an account of the Behaviour of the Chromosomes in Gametogenesis in *Lycia* (*Biston*) *hirtaria*, *Ithysia* (*Nyssia*) *zonaria* and in their Hybrids. Journ. of Genetics, Vol. III. No. 4. 1914. S. 229—248.

Einleitend faßt Harrison seine Kreuzungsergebnisse (veröffentlicht in Oberthürs Lepidopterologie comparée, Fasc. VII, pages 333—655) mit Arten der alten Gattung Biston zusammen. In unserm Zusammenhang interessieren in erster Linie die Resultate der Kreuzung *hirtaria* ♀ × *zonaria* ♂ und die der reziproken Kreuzung. Die erste liefert auf 2 ♀ nur ein ♂, die zweite ergibt nur ein ♂. Durch die Untersuchung der Gametogenese der reinen Arten und des Bastardes hoffte Doncaster dies eigentümliche, bei Artkreuzungen oft auftretende Resultat zu erklären, was jedoch nicht gelang.

Da Doncaster seine Untersuchung zu vervollständigen verspricht und zu erweitern, durch Vergleich mit anderm Kreuzungsmaterial, und da die jetzt vorliegenden Daten zum Teil wenig sicher und die Abbildungen nicht Vertrauen erweckend sind, mögen kurze Angaben genügen.

1. Die Chromosomen von *L. hirtaria*.

Ovogenese. Die Zahl der Ovogonienchromosomen scheint 28 zu sein. Nach einer typischen Synapsis (Synicesis) folgen Wachstumsstadien mit einem Spirem aus wenigen dicken Fäden, die sich bald verkürzen. Ungefähr 13 können jetzt gezählt werden. Inzwischen tritt ein zusammengesetzter Chromatinnucleolus auf, der oft aus vier Teilen zu bestehen scheint, zwei kleinen und zwei großen; letztere scheinen inäqual zu sein, zeigen aber keinerlei Konstanz in ihrem Aussehen. »The size (!!) of the chromatin-nucleolus also indicates that it would give rise to one of the larger chromosomes«; mit andern Worten, Doncaster faßt den Nucleolus als Chromosomennucleolus, als kompaktes Geschlechtschromosom, auf und vergleicht ihn mit dem »doppelten« Geschlechtschromosom von *Phragmatobia fuliginosa* (Seiler, Arch. f. Zellf. 1914. Bd. XIII). Wenn man etwas vergleichen kann, so können es nur die Nucleolen sein und bei *fuliginosa* hat der Ovocytennucleolus bestimmt nichts mit einem Geschlechtschromosom zu tun.

Spermatogenese. Die Spermatogonien haben 28 Chromosomen. Sonderbarerweise zeigen die Äquatorialplatten der ersten Reifeteilung nur 13, statt der erwarteten Zahl 14. Doncaster nimmt an, daß ein kleines Chromosomenpaar mit einem großen gekoppelt ist. Da in den Äquatorialplatten der zweiten Reifeteilung, die meist auch 13 Chromosomen besitzen, gelegentlich 14 vorhanden sind, scheint die Koppelung keine feste zu sein. In einem Fall besitzt eine Platte mit 14 Chromosomen ein deutlich bivalentes, also eigentlich 15 Chromosomen. — Hoffentlich gelingt es Doncaster später, diese Verhältnisse klar zu legen.

2. Die Chromosomen von *Nyssia zonaria*.

Die Spermatogonien besitzen eine sehr große Chromosomenzahl, über 100 Chromosomen können festgestellt werden; die Spermatocyten haben 56, von denen das größte kaum so groß ist wie das kleinste von *hirtaria*.

3. Die Chromosomen der Bastarde.

Zonaria ♀ × *hirtarius* ♂, die nur ♂ liefernde Kreuzung. Die Spermatogonien zeigen auf den ersten Blick zwei Arten von Chromosomen, viele kleine und eine geringe Anzahl große. Die Zahl entspricht ungefähr der Summe der haploiden Chromosomenzahlen der Elternformen. Eine Synicesis konnte festgestellt werden, das Pachytänstadium aber scheint zu fehlen. Tatsächlich hat auch keine Conjugation stattgefunden, höchstens wenige Chromosomen können sich gepaart haben, nach den Chromosomenzahlen (etwa 65—70) zu schließen, die in den Äquatorialplatten der ersten Reifeteilung auftreten. Die Spermatocyten II. Ordnung besitzen in der Regel weniger Chromosomen. Doncaster glaubt, daß nicht alle Chromosomen in der ersten Reifeteilung geteilt werden.

Hirtaria ♀ × *zonaria* ♂. Hier sind die Verhältnisse, wie die eben beschriebenen. Nur scheinen mehr Chromosomen zu conjugieren. Die Äquatorialplatten der ersten Reifeteilung zeigen 52—60 Chromosomen, die der zweiten ungefähr 50.

J. Seiler.

L. Doncaster, Sc. D. Chromosomes, Heredity and Sex: A Review of the Present State of the Evidence with regard to the Material Basis of Hereditary Transmission and Sex-Determination. The Quarterly Journal of Microsc. Science. Vol. 59, Part 4, 1914. S. 487—521.

Ähnlich wie die zusammenfassenden Arbeiten von R. Hertwig (12), Correns-Goldschmidt (13), Schleip (12) gibt Doncaster eine Zusammenstellung der wichtigsten Daten und Überlegungen zur Frage der materiellen Basis der Vererbung im allgemeinen und der Geschlechtsübertragung im speziellen. Es sei einiges aus den Gedankengängen, namentlich da, wo neue Tatsachen verwertet werden, wiedergegeben.

1. Die Chromosomen und die Mendelfaktoren. Das Verhalten der Chromosomen während der Reifung oder Gameten entspricht genau den Anforderungen, die die Mendelianer an hypothetische Vererbungsträger stellen. Die wichtigsten Beobachtungen, die das belegen, sind die Feststellung der doppelten Chromosomensätze in den somatischen Zellen, einer väterlichen und einer mütterlichen Ursprunges, und der Conjugation der beiden Sortimente in der Synapsis und Trennung der Paarlinge in der Reduktionsteilung. Wenn die Chromosomen die Träger der Mendelfaktoren sind und »allelomorphe« = homologe Chromosomen conjugieren und nach dem Zufall in der Reduktionsteilung in die eine oder die andre Gamete kommen, wäre die Mendelspaltung erklärt. Nur wenige Forscher anerkennen das cytologische Tatsachenmaterial nicht, das das Fundament für diese Überlegungen abgibt. Meves lehnt die Individualitätshypothese ab, Bonnevie sieht in der Synapsis eine vollständige Verschmelzung der Paarlinge, nach Häcker und seiner Schule gibt es keine Reduktionsteilung im Weismannschen Sinne. Die meisten dieser Einwände jedoch sind auf negative Befunde gegründet. Nur die Frage der Verschmelzung während der Synapsis hält Doncaster noch für offen.

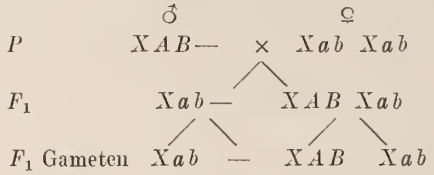
Oft zeigte es sich, daß ganze Gruppen von Merkmalen gemeinsam übertragen werden (Gametenkoppelung). Solche Merkmale müssen in Körpern übertragen werden, welche in der Gametogenese sich als Einheiten erweisen. Das können nur die Chromosomen sein. Bei *Drosophila* sind drei Gruppen von Merkmalen nachgewiesen, die je gemeinsam übertragen werden. Morgan (1911) denkt sich eine solche Gruppe in einem Chromosom lokalisiert. Die Störungen in der Übertragung solcher gekoppelten Merkmale bzw. Lösung der Koppelung, die oft festgestellt werden konnte, u. a. auch bei *Drosophila*, denkt sich Morgan entstanden durch Austausch von Chromosomenteilchen (Genen) während der Synapsis, was vorläufig eine bloße Vermutung bleibt.

Theoretisch sehr wertvolle Ergebnisse brachten die Chromosomenstudien an Mischlingen. Federley zeigte, daß bei Rückkreuzung von *Pygaera*-Artbastarden mit einer Elternform die Nachkommen intermediär sind, nur in wenigen Eigenschaften spalten. In schönster Harmonie dazu steht das Verhalten der Chromosomen. Der primäre Bastard besitzt in seinen reifen Gameten das gesamte Chromosomensortiment beider Eltern, da keine Chromosomenconjugation vorkommt; beide Reifeteilungen sind für die Großzahl der Chromosomen Äquationsteilungen. Nur wenige Chromosomen conjugieren und werden dann reduktionell geteilt. Nehmen wir an, daß die Chromosomen die Träger der Mendelfaktoren sind, so ist das ganze Problem geklärt [das wäre sehr schön, nur fehlt noch der Beweis! Federley, der sich übrigens selbst vorsichtiger ausdrückt, hat nur ein F_2-Tier aufziehen können!! D. Ref.].

Wie sehr wir berechtigt sind, die Chromosomen als Vererbungsträger anzusehen, beweisen auch die Kreuzungen mit Seeigeln (Baltzer, Herbst, Tennent).

2. Die Chromosomen und das Geschlecht. Doncaster stellt hier die bekannten Ergebnisse der Geschlechtschromosomenforschung zusammen. Zu dem einen Nachweis von weiblicher Digametie an *Phragmatobia fuliginosa* (Seiler) kann Doncaster einen neuen Fall hinzufügen, der sich auf *Abraxas grossulariata* bezieht. In normalen Familien besitzen die Ovogonien 56 Chromosomen, in einer bestimmten Rasse mit abnormalem Sexualverhältnis sind nur 55 vorhanden und dementsprechend haben die Tochterplatten der ersten Reifeteilung 28 und 27 Chromosomen. Wir hätten also hier einen typischen Fall von einem *X*-Chromosom im weiblichen Geschlecht.

3. Die geschlechtsbegrenzte Vererbung und die Chromosomen. Doncaster zeigte zuerst an *Abaxas*, daß das Weibchen gewisse Eigenschaften nur auf den Sohn überträgt, während dieser sie auf die Nachkommen beider Geschlechter überträgt. Später fand Morgan an *Drosophila* einen umgekehrten Fall. Das Männchen überträgt nur auf die Tochter. Im ersten Fall lehrten die Tatsachen, daß das Weibchen (*Abraxas*, Kanarienvogel, Huhn) in gewissen Charakteren konstant heterocytisch ist, im andern Fall (*Drosophila*, Katze, Mensch) ist es das Männchen. Da diese Eigenschaften gemeinsam mit dem Geschlecht vererbt werden, nannte man sie geschlechtsbegrenzt und schloß (Morgan u. a.), daß der Geschlechtsfaktor und die Faktoren der geschlechtsbegrenzten Eigenschaften im Geschlechtschromosom lokalisiert seien. Diese Annahme erklärt die sonderbare Art der Übertragung. Sind zwei geschlechtsbegrenzte Eigenschaften vorhanden, so werden sie im allgemeinen immer gemeinsam vererbt, wie folgendes Schema zeigt (die gekoppelten Eigenschaften seien *A* und *B*, *X* sei der Geschlechtsfaktor):



Nun gibt es aber auch — fast möchte man sagen leider — Gameten *X A b* und *X a B*. Morgan nimmt an, daß in der Synapsis die Chromosomen *X A B* und *X a b* der F_1 Weibchen conjugieren und dabei *A* den Platz tauscht mit *a*, oder *B* mit *b* (»crossing over«). Wenn nun aber geschlechtsbegrenzte Eigenschaften in ihrer Übertragung an den Geschlechtschromosomenmechanismus geknüpft sind, so müßten sie ohne Ausnahme im einen Fall (*Drosophila* usw.) vom ♂ auf die ♀, im andern Fall (Lepidopteren usw.) vom ♀ auf die ♂ übertragen werden. Leider trifft aber auch das nicht zu. Es gibt Ausnahmen. Wilson versuchte diese Schwierigkeit so zu umgehen, daß er die geschlechtsbegrenzten Faktoren nicht ins Geschlechtschromosom verlegt, sondern in ein Chromosom, das mit dem Geschlechtschromosom gekoppelt ist. Tatsächlich kennt man ja auch Fälle, wo es zusammengesetzter Natur ist, oder aus zwei getrennten Teilen besteht (Payne 12), die zwar normalerweise an denselben Pol wandern, aber ausnahmsweise vielleicht einmal in verschiedene Gameten gelangen. Schließt der eine Teil den Geschlechtsfaktor ein, der andre die geschlechtsbegrenzten Eigenschaften, so wären die Unregelmäßigkeiten in der Übertragung aufgeklärt. Bridges (13) nimmt an, daß solche Ausnahmen durch »non-disjunction« der Geschlechtschromosomen, *X Y*-Chromosomen, verursacht werden. Da wäre aber eine neue Annahme notwendig für die Fälle, wo nur ein *X*-Chromosom vorliegt (tortoiseshell male cat).

So viel muß vorläufig als ziemlich sicher gelten, daß enge Beziehungen bestehen

zwischen einem Chromosom und der Übertragung der geschlechtsbegrenzten Faktoren, denn es hat sich gezeigt, daß geschlechtsbegrenzte Übertragung durch das Männchen nur da festgestellt werden konnte, wo das Männchen digamet ist, ein *X*-Chromosom, oder *XY*-Chromosom besitzt, während bei Formen mit weiblicher Digametie (Lepidopteren) das Weibchen sich so verhält, wie im ersten Fall das Männchen.

J. Seiler.

Haase-Bessell, Gertraud (Dresden). Digitalisstudien I. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbungslehre. 1916. Bd. XVI. Heft 3/4. S. 293—314.

Der Verf. berichtet über die Ergebnisse der Kreuzung *Digitalis purpurea* × *lutea* und *D. lutea* × *purpurea*. Uns interessiert nur die eine Feststellung, daß beide Bastarde vollkommen steril sind. Die cytologische Untersuchung ergab folgende Resultate:

Die haploide Chromosomenzahl ist bei *purpurea* 24, bei *lutea* 48, die diploide 48 und 96, wobei die *lutea*-Chromosomen nur ungefähr halb so groß sind wie die von *purpurea*. Die Gametogenese beider Mischlinge verläuft vollkommen gleich.

Im Kern der Embryosackmutterzelle tritt regelmäßig eine Synapsis auf, die in ein Spirem übergeht. Hier schon bleibt die Entwicklung in den meisten Fällen stehen. Nur ausnahmsweise kommt es zu einer Diakinese, wobei festgestellt werden kann, daß eine Conjugation nicht stattgefunden hat. Damit ist die Entwicklungsenergie erschöpft.

Auch in den Kernen der Pollenmutterzellen haben wir meist eine scheinbar normale Synapsis und auch hier zeigt die Diakinese, daß keine Conjugation stattgefunden hat. Die Chromosomenzahl ist gleich der Summe der haploiden Chromosomenzahlen der Eltern, das sind 72 Chromosomen, welche Zahl auch in den somatischen Zellen des Bastardes vorliegt. Entsprechend den Verhältnissen der beiden Eltern sind zweierlei Chromosomengrößen vorhanden. — Eine normale Reifungsspindel wird nie ausgebildet und vollständig unregelmäßig wandern die Chromosomen auseinander und vereinigen sich schließlich zu zwei oder mehreren Kernen. Trotz alledem fehlt die zweite Reifeteilung nie; auch einzelne liegengebliebene Chromosomen teilen sich. Als Resultat entstehen zwei bis acht verschieden große Kerne, die aber alle sehr bald absterben.

Diese *Digitalis*-Bastarde sind die ersten Pflanzenbastarde mit ausbleibender Conjugation.

Wenn der Grund der Unfruchtbarkeit der Artbastarde in der ungleichen und unrichtigen Verteilung der Chromosomen läge, müßte sich wohl hier und da einmal ein fertiler Pollenkern finden lassen; was aber nie gelingt.

Als Ursache der Sterilität nimmt die Verfasserin Giftwirkung der artfremden Plasmen und nicht identische Entwicklungsrichtung der zusammengebrachten Sexualzellen an.

J. Seiler.

M. A. von Herwerden. La Digestion des Spermatozoides par la Nuclease. (Archives néerlandaises de Physiologie de l'homme des Animaux, I, p. 101. 1916.)

Der Reichtum des chromatischen Zellkerninhaltes an Nucleoproteiden ist bis heute auf mikrochemischem Wege in den verschiedenen tierischen Geweben niemals nachgewiesen. Eigentlich ist es bloß ein Analogieschluß aus den bekannten Mieschерschen und Kosselschen Spermakopfuntersuchungen, daß man sich das Chromatin aller mög-

lichen Gewebekerne aus Nucleinsäureverbindungen zusammengesetzt denkt. Es gibt aber ein Reagenz, nämlich die Nuclease, das nucleinsäurespaltende Enzym, mittels welchem man auf die Nucleoproteide des Zellkerns im mikroskopischen Präparate zu reagieren vermag. Dieselbe Methode hat Verf. schon früher zum Nachweis von Nucleinsäureverbindungen in den Chromidien der Eizellen und in den Nisslschollen der Ganglionzellen gebraucht (Archiv f. Zellf. Bd. X. S. 431, Berliner klin. Wochenschrift 1914, Nr. 47, Anatomischer Anzeiger. Bd. XLVII. S. 312). Es wurden jetzt außer den Spermaköpfen verschiedener Tiergruppen auch die Vorstadien der Spermatozoen in mikroskopischen Austriebpräparaten und Paraffindurchschnitten nach Alkoholfixation mittels der Nuclease untersucht. Es stellte sich heraus, daß die Spermaköpfe verschiedener Echinodermen und Knochenfische ihren basophilen Inhalt mehr oder weniger schnell durch die Nucleolenverdauung verlieren. Beim Frosch bleibt in den Spermaköpfen nur ein feines acidophiles Reticulum fortbestehen. Bei den Säugetieren dagegen sind die Spermaköpfe ganz unverdaulich; sie nehmen auch nach längerer Nucleasewirkung noch in derselben Weise wie vor der Behandlung basischen Farbstoff wie z. B. Methylgrün und Hämalaun auf; die Nucleinsäure befindet sich hier vermutlich in festerem Zusammenhang mit Eiweißkörpern. Bemerkenswert ist, daß diese Unverdaulichkeit erst anfängt im Augenblick, daß der Spermatidenkern sich in den Spermakopf umändert. In dem Moment muß also die chemische Zusammenstellung ebenfalls eine Änderung erfahren. In allen Anfangsstadien der Spermatogenese wird das Kernchromatin von der Nuclease leicht verdaut. Es versteht sich, daß immer Kontrollversuche mit durch Erhitzen vernichtete Nuclease bei derselben Temperatur während derselben Zeit angestellt wurden.

Mittels dieser Nucleasebehandlung gelang es weiter eine feinere Struktur im Spermakopf des Rogge zu entdecken, nämlich eine regelmäßige Abwechslung unverdaulicher und verdaulicher Fragmente, welche Struktur im Kontrollpräparate niemals nachzuweisen ist.

M. A. von Herwerden.

Über die Teilung des generativen Kerns vor der Keimung des Pollenkorns.

Von

P. N. Schürhoff.

Mit Tafel VI.

In manchen Pollenkörnern der Angiospermen teilt sich der generative Kern bereits vor der Keimung des Pollenschlauchs, so daß die reifen Pollenkörner drei Kerne enthalten. Dies Verhalten des generativen Kernes ist nicht von bestimmten Bedingungen abhängig, sondern findet sich als Arteigentümlichkeit bei verschiedenen Pflanzen aus ganz verschiedenen Pflanzengruppen.

Im besonderen haben Elfving (1) und Strasburger (2) derartige dreikernige Pollenkörner bei einer großen Anzahl von Familien festgestellt, doch haben sie ebensowenig wie andre Beobachter diesen Teilungsschritt zur Grundlage einer genauen Untersuchung gemacht.

Die Teilung des generativen Kernes vor der Keimung des Pollenkorns dürfte schon aus dem Grunde einer besonderen Berücksichtigung wert sein, als sie die Verhältnisse im Pollenschlauch aufzuklären in der Lage ist und manche Fragen bei dieser Art der Teilung eine bessere Beantwortung finden können als bei der Teilung im Pollenschlauch, denn während die Teilung im Pollenkorn gewissermaßen in ungestörter Weise vor sich geht, finden bei der Keimung des Pollenschlauches verschiedene physiologische Vorgänge statt, die auf die Art der Teilung des generativen Kernes von Einfluß sein können.

Vor allem geben uns diese frühzeitigen Teilungen Veranlassung, folgende Punkte einer besonderen Beachtung zu unterziehen:

1. In welcher Weise findet die Rekonstruktion der Tochterkerne statt und wie verhalten sich die Spindelfasern?

2. Findet die Bildung von zwei Spermazellen statt, oder bleiben beide Kerne im Cytoplasma der Spermamutterzelle eingeschlossen, oder liegen sie endlich frei im Cytoplasma des Pollenkorns?

3. Machen die Spermakerne eine bestimmte Formänderung durch, um zu der wurmförmigen Gestalt mancher Spermakerne zu kommen?

4. Wie verhält sich der Nucleolus bei der Rekonstruktion der Tochterkerne? Sein Verhalten ist deshalb von Bedeutung, weil er uns Aufschluß über Korrelation zwischen Spindelfasern oder Chromosomen und Nucleolus geben könnte.

5. Findet vor der Teilung des generativen Kernes ein Einwandern der generativen Zelle in die vegetative statt, oder teilt sich der Kern der generativen Zelle in peripherer Lage?

Diese Frage ist von Strasburger (3) aufgeworfen worden: »Denkbar wäre es anderseits, daß in solchen Fällen, wo der generative Kern schon innerhalb des Pollenkorns sich teilt, diese Teilung in peripherischer Lage stattfände und eine Verschmelzung der beiden Protoplasten durch Auflösung der trennenden Hautschichten hierauf sich vollzöge. Ein solcher Vorgang könnte an sich einfacher erscheinen, doch müßte er erst nachgewiesen werden; zunächst halte ich ihn auf Grund meiner Erfahrungen nicht eben für wahrscheinlich. Sicher ist, daß beispielsweise bei *Asclepias*, einem Objekt, das ich besonders hervorhebe, weil es durch die guten Zeichnungen von C. Stuart Gager belegt wird, die generative Zelle in die vegetative eindringt, ungeachtet ihr Kern gleich darauf sich teilen soll. In der Beschreibung des Vorganges durch Gager heißt es, daß die kleine Zelle des geteilten Pollenkorns von der großen schließlich umgeben werde, und zwar in irgendeiner nicht erklärten Weise. Es scheine, meint Gager, als wenn die größere Zelle die kleinere umwüchse, doch hätte sich kein bindender Beweis, daß dem so sei, erbringen lassen. Tatsächlich traf diese Annahme nicht zu, wenn auch Gager das Verdienst gebührt, sich die Frage als solche gestellt zu haben.«

6. Kommt der vorzeitigen Teilung eine biologische oder systematische Bedeutung zu?

Wenden wir uns zunächst zur Beantwortung der letzten Frage, so können wir in erster Linie feststellen, daß dreikernige Pollenkörner sowohl bei den Monokotylen als auch bei den Dikotylen reichlich vorkommen.

Bei den Monokotylen sind die Helobiae, Glumiflorae und zum Teil die Spadiciflorae mit dreikernigen Pollenkörnern vertreten, während die nächstfolgenden Ordnungen der Enantioblastae, Liliiflorae, Scitamineae und Gynandrae mit Ausnahme vor allem der Juncaceen und anderer vereinzelter Fälle bisher nicht beteiligt sind.

Unter den Dikotylen sind sowohl unter den Choripetalen als auch unter den Sympetalen dreikernige Pollenkörner zu finden, z. B.:

Choripetalae: Urticinae (*Ulmus*), Centrospermae (*Melandrium*, *Stellaria*, *Agrostemma*), Rhoeadinae (*Papaver*, *Hesperis matronalis*), Gruinales (*Erodium*), Tricoccae (*Callitriche*), Umbelliflorae (*Archangelica*), Opuntinae (*Cereus*).

Sympetalae: Asclepiadaceae (*Asclepias*), Tubiflorae (Asperifolieae), Rubiinae (*Sambucus*), Aggregatae (*Centaurea*, *Silphium*).

Es ergibt sich also aus dieser Aufstellung, daß dem Vorkommen von dreikernigen Pollenkörnern keine besondere systematische Bedeutung zukommt. Eine derartige Bedeutung ließe sich zur Not für die Monokotylen konstruieren, da bei den ersten Ordnungen das Vorkommen dreikerniger Pollenkörner die Regel bildet, während sie bei den letzten Ordnungen der Monokotylen fehlen.

Dies dürfte aber vielleicht zum Teil darauf zurückzuführen sein, daß die letzten Ordnungen sehr lange Griffel besitzen und daher dem generativen Kern verhältnismäßig mehr Zeit bleibt, sich im Pollenschlauch zu teilen. Anderseits sehen wir aus dem Vorkommen dreikerniger Pollenkörner bei langgriffligen Dikotylen, daß keineswegs das biologische Moment des kürzeren Pollenschlauches ausschlaggebend ist. So schreibt z. B. Strasburger (3) über *Cereus speciosissimus* mit dreikernigen Pollenkörnern; »Anders verhält es sich bei *Cereus speciosissimus*, wo der Querschnitt durch den langen Griffel einen centralen Kanal aufweist ... Die Pollenschläuche brauchen hier lange Zeit, um zu den Samenknospen zu gelangen. Ich schätze diese Zeit nach Umständen bis auf eine Woche.«

Hätte die Kurzgrifflichkeit eine ausschlaggebende Bedeutung für die vorzeitige Teilung des generativen Kernes, so wären die kleinen Pollenkörner heterostyler Arten dreikernig, während die größeren, die für die längeren Griffel bestimmt sind, zweikernig wären. Über eine derartige Regelmäßigkeit ist jedoch nichts bekannt; über die von Strasburger aufgeführte *Pulmonaria saccharata* wird nur gesagt: »Das gewohnte Aussehen der beiden generativen und des einen vegetativen Zellkernes wird uns durch die Fig. 45 für *Pulmonaria saccharata* vorgeführt.« Für die cytologisch genau untersuchten Primeln (4) wäre ein solches Verhalten gleichfalls nicht übersehen worden.

Die anderen Fragen werden an *Sagittaria sagittifolia*, *Sambucus racemosa* und *Melandrium album* durchgesprochen werden. Bezüglich der Technik der nachfolgenden Untersuchungen sei bemerkt, daß es sich um Mikrotomschnitte von 5 oder 10 μ Dicke handelt, und daß einerseits mit Eisenhämatoxylin gefärbt wurde, anderseits mit Safranin-Wasserblau. Während die Hämatoxylinfärbung die chromatischen Elemente des Kernes in klarster Weise zur Darstellung bringt, eignet sich die Safranin-Wasser-

blaufärbung besonders für die cytoplasmatischen Bestandteile, also vor allem auch zur Untersuchung der etwa vorhandenen Zellplatten bzw. Zellmembranen und der Abgrenzung des Cytoplasmas überhaupt.

Sagittaria sagittifolia.

Dies Objekt eignet sich sehr gut für die vorliegende Untersuchung; das Pollenkorn ist ziemlich groß und die Kernstrukturen sind recht deutlich und gut zur Darstellung zu bringen, wie wir es im allgemeinen bei den Monokotylen finden. Auf die Entwicklungsgeschichte des Pollenkorns möchte ich hier nicht eingehen, da bis zur Bildung des zweikernigen Pollenkorns keine Besonderheiten vorliegen.

Das zweikernige Pollenkorn wird aus zwei einzelnen Zellen mit dem vegetativen bzw. generativen Kern gebildet. Die vegetative Zelle ist bei weitem die größere, sie umschließt die generative, der Kern ist im allgemeinen rundlich und zeigt ein verhältnismäßig lockeres Kerngerüst und einen großen runden Nucleolus; das Cytoplasma dieser Zelle ist sehr weitmaschig und besitzt zahlreiche Vacuolen. Die generative Zelle ist sichelförmig und besitzt ein engmaschiges fädiges Cytoplasma; der generative Kern ist ziemlich homogen und färbt sich durch Safranin fast gleichmäßig intensiv rot. Ein Kernkörperchen ist nicht vorhanden. Wir finden also auch hier, worauf ich nochmals (5) hinweisen möchte, eine Correlation zwischen Kernkörperchen und Chromatinsubstanz.

Betrachten wir jetzt ein etwas späteres Stadium, so ist zunächst zu beobachten, daß das Cytoplasma der vegetativen Zelle unmittelbar um den Zellkern sich wesentlich gelockert hat, während es an der Peripherie etwa gleich geblieben ist; vor allem fällt auf, daß die Zellwand, die die vegetative Zelle von der generativen trennte, verschwunden ist. Die generative Zelle als solche ist jetzt nicht mehr vorhanden, doch sind die beiden Enden der Sichel jetzt besonders gut erkennbar. Sie sind bereits in Desorganisation und haben sich mit Safranin rot gefärbt, während vorher das Cytoplasma der generativen Zelle sich durch Wasserblau rein blau gefärbt zeigte. Während die Pole der generativen Zelle also sich an den aus fadenförmigem Cytoplasma gebildeten Kappen leicht feststellen lassen, ist um den generativen Kern herum jede Abgrenzung der Zellmembran geschwunden. Zu bemerken ist noch, daß auf der dem vegetativen Kern abgewendeten Seite des generativen Kernes das Cytoplasma wesentlich dichter erscheint und eine Anzahl extranuclearer Nucleolen zeigt. Man gewinnt den Eindruck, daß es sich hierbei um frühere Bestandteile der generativen Zelle handelt. Der generative Kern läßt in diesem Stadium meistens schon die Windungen der dicken Chromosomen erkennen.

Diese extranuclearen Nucleolen sind vielleicht von SCHAFFNER (6) bei *Sagittaria variabilis* als die von ihm angegebenen Centrosomen angesehen worden; auch die »Kappen« der generativen Zelle haben zu dieser Meinung verleiten können. Da gerade diese »Kappen« bei ihrer Desorganisation eine Anzahl extranuclearer Nucleolen bilden, die dann an die beiden Pole der nächsten Spindel gelagert sind, ist eine derartige irrtümliche Deutung verständlich. In ganz ähnlicher Weise verhält sich z. B. bei den Liliaceen die generative Zelle bei der Keimung des Pollenschlauches. Auch hier kommt es zur Bildung zahlreicher extranucleärer Nucleolen, während das Kinoplasma der generativen Zelle entsprechend zurückgeht. Hierüber berichtet u. a. A. KÖRNICKE (7): »Ich fand die linsen- bzw. halbmondförmige, generative Zelle im Pollenkorn von *Lilium Martagon* und *Lilium speciosum*, welche auf diesen Punkt hin untersucht wurde, anfangs dicht mit Plasma erfüllt, das sich, wie das auch schon MOTTIER angab, bei gut gelungenen, mit Safranin-Gentianaviolett-Orange gefärbten Schnitten im Gegensatz zu dem übrigen hellbräunlich erscheinenden Plasma des Pollenkorns rein violettblau tingiert und so seine kinoplasmatische Natur anzeigt. Schon vor, besonders deutlich aber bei der Keimung des Pollenkorns, womit eine Größenzunahme der generativen Zellen und eine Auflockerung ihres Plasmas verknüpft ist, treten in ihrem Innern regelmäßig rundliche, meist aber in die Länge gezogene, stäbchenförmige, in der Färbung sich wie Nucleolen verhaltende Körperchen auf, und zwar oft in großer Menge. Auch MOTTIER fielen diese auf. Er teilt darüber folgendes mit: ‚Im Cytoplasma der generativen Zellen können oft ein oder mehrere Körper beobachtet werden, die sich ganz wie extranucleare Nucleolen färben, was sie in der Tat auch sind. Zwei derselben kommen in der Nähe des Kernes oder getrennt an entgegengesetzten Seiten derselben zu liegen: schließlich können sie beliebig in der halbmondförmigen Plasmamasse verteilt sein. Wenn diese extranuclearen Nuleolen nahe am Kern liegen, könnte es einem unerfahrenen Beobachter den Anschein erwecken, als wären Centrosomen vorhanden.‘« Wir sehen also eine völlige Übereinstimmung in dem Verhalten des Cytoplasmas der generativen Zelle bei den dreikernigen Pollenkörnern und bei der Teilung des generativen Kernes während der Keimung des Pollenschlauchs.

Im folgenden Stadium (Taf. VI, Fig. 3) sehen wir die Kernspindel des generativen Kernes. Die Chromosomen sind ziemlich kurz und dick; die Spindelfasern sind nur sehr schwach ausgebildet; in der Umgebung der Spindel, besonders auf der dem vegetativen Kern abgewandten Seite ist das Cytoplasma sehr dicht und enthält zahlreiche Nucleolen. Der vege-

tative Kern und das ihn umgebende Cytoplasma haben gegen das vorhergehende Stadium keine Änderung erfahren. Taf. VI, Fig. 4 zeigt die Anaphase der Teilung des generativen Kernes: auch hier finden wir die gleichen Verhältnisse. Bemerkenswert ist jedoch, daß es nicht zur Anlage einer Zellplatte kommt; der Phragmoplast ist nur schwach entwickelt. An der einen Seite der Teilungsfigur ist wiederum dichteres Cytoplasma zu sehen. Ein weiteres Stadium stellt Taf. VI, Fig. 5 dar; die Tochterkerne haben sich fertig ausgebildet, die Spindelfasern des Phragmoplasten sind in Degeneration; eine Zellplatte ist nicht angelegt. Die Verteilung des Cytoplasmas ist ebenso wie in den vorhergehenden Stadien.

An dieser Stelle dürfte es angezeigt sein, auf die kritische Besprechung der bisherigen Angaben durch Strasburger (3) einzugehen: »Von *Najas major* konnte L. Guignard schon 1899 nachweisen, daß sie zu den Pflanzen gehört, deren generativer Kern bereits im ungekeimten Pollenkorn eine Zweiteilung erfährt. Während L. Guignard den ersten generativen Kern von einem Zellkörper deutlich umschlossen sieht und letzteren auch abbildet, hebt er weiter hervor, daß um die beiden aus ihm hervorgegangenen generativen Kerne nur mit großer Mühe eine eigene Zellhülle sich unterscheiden lasse. Er trägt sie in seine Figuren ein, doch tatsächlich nur als einen zweiten Umriß, der durch keinerlei Inhaltsmassen von der Kernwandung getrennt ist. Schon die um die Kernspindel und die darauf folgenden Teilungsstadien gezeichneten Umrisse grenzen nur inhaltsleere Zwischenräume von geringster Breite ab. In den Pollenschläuchen, heißt es hierauf in der Arbeit, welche die Befruchtungsvorgänge bei *Najas major* behandelt, ist eine Hülle aus Eigenplasma um die generativen Kerne nicht mehr sichtbar. Bei *Alisma Plantago* und *Sagittaria variabilis*, die wie *Najas* zwei generative Kerne schon im Pollenkorn aufweisen, waren nach John H. Schaffner keine Zellkörper um diese Kerne abgegrenzt. Eine solche Abgrenzung hätte aber für Schaffner um so mehr in Betracht kommen müssen, als er die Spermakerne, von Centrosomen begleitet, in den Embryosack eintreten ließ. Diesen Schaffnerschen Angaben wären weiter die von William Dayton Merrell für *Silphium* gemachten anzuschließen. Im reifen Pollenkorn von *Silphium* ist der generative Kern auch schon geteilt. Der erste generative Kern soll von einer geringen Menge von hyalinem Cytoplasma umgeben sein, das sich von dem körnigeren Cytoplasma der vegetativen Zelle unterscheiden lasse und das Merrell dementsprechend abbildet, während seine beiden Teilungsprodukte in den Merrellschen Figuren von dem gemeinsamen Cytoplasma des Pollenkorns direkt umgeben erscheinen. — Entgegen diesen Angaben, die kein Eigenplasma um die Spermakerne schildern, hatte St. J. Golinski solches

1893, also einige Jahre zuvor, für Gräser beschrieben. Aus den Abbildungen, die seine Schilderung begleiten, würde man freilich geneigt sein, eher das Gegenteil zu entnehmen, so daß ich nur der Vollständigkeit wegen diese Arbeit hier mit anführe. — Nicht unwichtig erscheint mir hingegen die weniger beachtete Arbeit von C. Stuart Gager über die Entwicklung des Polliniums und der Spermazellen bei *Asclepias Cornuti*. Aus einer seiner Figuren ist zu ersehen, daß die generative Zelle bei ihrer Abgrenzung im Pollenkorn nur Verbindungsfäden als cytoplasmatisches Material zuerteilt bekommt. Eine andre Figur zeigt, daß in der generativen Zelle, die sich schon vor der Schlauchbildung verdoppelt, das gesamte Cytoplasma in der Spindelbildung aufgebraucht wird. Nur ein inhaltsleerer Raum umschließt diese Teilungsfigur. In den Pollenschlauch treten die beiden generativen Zellen einander dicht angeschmiegt herein. Sie zeigen zunächst noch schwache Spuren der zarten Wandung, die sie umgab, doch zuletzt schwinden auch diese vollständig.«

Wir sehen aus dieser Sichtung, daß im allgemeinen eine generative Zelle abgegrenzt wird, die aber nach der Teilung des generativen Kerns nicht mehr zu erkennen ist. Näheres über den Vorgang der Degeneration dieser Zellabgrenzung habe ich oben mitgeteilt.

Taf. VI, Fig. 6 zeigt das ausgebildete dreikernige Pollenkorn. Der vegetative Kern ist rundlicher und besitzt einen gut gefärbten Nucleolus. Die generativen Kerne haben sich in die Länge gestreckt, wozu der Anfang schon im vorhergehenden Stadium gemacht wurde. Ein Kernkörperchen ist nicht ausgebildet, dafür sind die Kerne fast in ihrer ganzen Masse gleichmäßig kräftig gefärbt.

Das Cytoplasma enthält zahlreiche Vacuolen und ist in der ganzen Zelle gleichmäßig verteilt. In den Pollenkörnern findet sich reichlich Stärke. Ob die Ansammlungen von dichterem Cytoplasma und extranuclearen Nucleolen zur Ausbildung der generativen Kerne gedient haben, läßt sich zwar nicht mit Gewißheit feststellen, dürfte jedoch anzunehmen sein.

Aus der frühzeitigen Degeneration der generativen Zelle und aus dem Fehlen der Zellwandbildung ergibt sich, daß den beiden generativen Kernen keine bestimmte Menge von Eigenplasma zugeteilt ist; hieraus müssen wir schließen und deshalb ist gerade das Verhalten der dreikernigen Pollenkörner so lehrreich, daß für die Befruchtung als Träger erblicher Eigenschaften nur der Kern in Betracht kommt ohne Beteiligung des Cytoplasmas. Denn an die Übertragung erblicher Eigenschaften durch das Cytoplasma wäre nur zu denken, wenn durch genaue

Abgrenzung für eine Individualisierung des Cytoplasmas der generativen Zellen Sorge getragen wäre.

Fassen wir diese Ergebnisse als Beantwortung der anfangs aufgestellten Fragen nochmals kurz zusammen, so ergibt sich:

1. Bei der Teilung des generativen Kernes im Pollenkorn von *Sagittaria sagittifolia* findet die Rekonstruktion der Tochterkerne nicht bis zum sogenannten Ruhestadium statt, d. h. die Chromosomen bilden sich nicht so weit zurück, wie wir es bei normalen Teilungen finden; auch die Nucleolen bilden sich nicht aus. Die Spindelfasern sind bei der Teilung des generativen Kernes nur schwach entwickelt; eine Zellplatte wird nicht angelegt, der Phragmoplast degeneriert nach der Teilung.

2. Während zuerst eine vegetative und eine generative Zelle ausgebildet sind, welch letztere in die vegetative in normaler Weise einwandert, kommt es bereits vor der Teilung des generativen Kernes zu einer Auflösung der Zellmembran, so daß während der Teilung des generativen Kernes das Pollenkorn nur eine Zelle darstellt. Da ferner bei der Teilung des generativen Kernes im Phragmoplasten keine Zellwand gebildet wird, liegen sämtliche drei Kerne im Cytoplasma der gleichen Zelle.

3. Die Spermakerne zeigen bei der Anaphase bereits das Bestreben, sich in die Länge zu strecken, und zwar in der Richtung der Spindelachse; hierdurch kommt die gestreckte Form der Spermakerne zustande, während bekanntlich bei normalen Teilungen die Tochterkerne den größeren Durchmesser in der Richtung senkrecht zur Spindel besitzen.

4. Der Nucleolus zeigt in allen Fällen eine Korrelation zu dem Chromatingehalt des Kerngerüstes. In den Spermakernen ist kein Nucleolus vorhanden. Dies ist deshalb wichtig, weil daraus hervorgeht, daß die Spindelfasern nicht aus der Substanz des Nucleolus hervorgehen, bzw. dort ihre Substanz wieder aufgespeichert wird. Ferner ergibt sich hieraus, daß in den Spermakernen reine Chromatinbestandteile enthalten sind und keine kinoplasmatischen.

Sambucus racemosa.

Das Vorkommen von drei Kernen im reifen Pollenkorn von *Sambucus racemosa* wurde von Elfving (1) und Halsted (8) festgestellt, doch finden sich keine cytologischen Einzelheiten vor.

Nach meinen Beobachtungen verhält sich die Entwicklung der generativen Kerne bei *Sambucus* folgendermaßen: Schon die Teilung des primären Pollenkerns ist wesentlich verschieden von dem gewohnten Schema. Die Anaphase zeigt uns, daß die Spindel in der Mitte des ganzen Pollenkorns liegt und dieses beinahe durchsetzt. Von einer Insertion der Fasern des

einen Spindelpols an der Hautschicht ist nichts zu bemerken; die Anaphase macht den Eindruck, als solle das Pollenkorn genau in der Mitte durchgeteilt werden, während sonst bekanntlich die uhrglasförmige generative Zelle an der Peripherie abgegrenzt wird. Im späteren Stadium finden wir häufig noch eine Andeutung der Zellplattenanlage, doch kommt es nicht mehr zu einer Ausbildung der Zellplatte, so daß wir in diesem Stadium ein einzelliges zweikerniges Pollenkorn ausgebildet finden. Beide Kerne färben sich intensiv, der eine ist etwas größer und besitzt ein gut ausgebildetes Kernkörperchen; er ist als der vegetative Kern anzusehen. Der andre Kern ist so stark gefärbt, daß in ihm keine Strukturen erkennbar sind; nur in seltenen Fällen (s. Taf. VI, Fig. 10) lassen beide Kerne einen großen Nucleolus erkennen, während die sonstigen Bestandteile des Kernes dagegen sehr zurücktreten. In späteren Stadien, die an der lappenförmigen Umgrenzung des Pollenkorns kenntlich sind, beobachten wir, daß der generative Kern an Größe merklich zugenommen hat und die Chromosomen in ihm schon zu erkennen sind. Eine Abgrenzung von Cytoplasma für den generativen Kern läßt sich niemals feststellen. Die nun folgende Teilung des generativen Kerns bietet keine Besonderheiten; hervorzuheben ist noch, daß unmittelbar nach der Teilung die Kerne nahe nebeneinander liegen und sich nicht gegen das Cytoplasma des Pollenkorns abgegrenzt zeigen. Der vegetative Kern büßt bereits in diesem Stadium wesentlich an Färbbarkeit ein. Taf. VI, Fig. 13 zeigt uns ein reifes Pollenkorn. Der vegetative Kern läßt kein Kernkörperchen und keine Kernmembran mehr erkennen, es liegen somit bereits alle Anzeichen der baldigen Desorganisation vor. Die beiden generativen Kerne erscheinen von eiförmiger an einer Seite zugespitzten Form. Als besondere Merkwürdigkeit dürfte anzugeben sein, daß rund um jeden generativen Kern herum ein leerer Raum zu erkennen ist, der nicht auf die Vorbehandlung des Materials zurückzuführen ist, da er sich in den früheren Stadien nicht vorfindet und auch sonst keine ähnlichen Kontraktionen des Cytoplasma zu beobachten sind. Ganz ähnlich verhalten sich die Pollenkörner von *Asclepias* (9), so daß wir es hier mit einer regelmäßigen Erscheinung zu tun haben. Jedenfalls läßt sich bei diesen Pollenkörnern mit Bestimmtheit aussprechen, daß die generativen Kerne nicht das geringste eigne Cytoplasma zugeteilt bekommen haben. Auch im keimenden Pollenschlauch lassen sich die generativen Kerne mit dem zurückgetretenen Cytoplasma des Pollenschlauches gut erkennen.

Während also bei dem vorhergehend geschilderten Verhalten von *Sagittaria* sich in normaler Weise eine generative Zelle bildet, die vor der Teilung des generativen Kernes sich auflöst, ist der Vorgang bei *Sambucus*

noch abweichender, da es hier überhaupt nicht mehr zur Ausbildung einer generativen Zelle kommt.

Mit *Sambucus* nahe verwandt und in der Pollenentwicklung ganz übereinstimmend ist *Adoxa* nach den Untersuchungen von Lagerberg (10). Auch Lagerberg findet, daß für die Spindelbildung das ganze Cytoplasma beansprucht worden ist. Er beschreibt aber bei *Adoxa* die Abgrenzung der generativen Zelle, ferner um die Spermazellen Eigenplasma; dieses beobachtete er auch im Pollenschlauch. »Beim Aufbersten des Schlauchendes gelangen indessen nur die Spermakerne aus ihm hinaus«.

Hier seien noch einige weitere Angaben eingefügt. Über die Teilung des generativen Kerns im Pollenkorn von *Hippuris vulgaris* macht Juel (11) folgende Mitteilungen: »Die Begrenzung dieser spindelförmigen generativen Zelle ist sehr undeutlich, so daß sie eigentlich nur durch ihre etwas intensivere Färbung sich von der Umgebung abhebt«. Ferner bildet er die Anaphase der Teilung des generativen Kerns ab, wobei auffällt, daß keine Zellplatte gebildet wird. Während Juel nun von den generativen Kernen im Pollenschlauch sagt: »Jede von ihnen schien von einer allerdings schwach begrenzten Plasmahülle umgeben zu sein«, schreibt er später über die aus der Synergide ausgeschlüpften Spermakerne: »Sie sind kugelrund und scheinen von keiner Plasmahülle umgeben zu sein.«

Von Murbeck (12) werden die generativen Zellen im dreikernigen Pollenkorn von *Ruppia rostellata* Koch folgendermaßen beschrieben: »Zwischen den Tochterkernen entsteht eine außerordentlich feine, oft kaum sichtbare und wahrscheinlich nicht aus Zellulose bestehende Haut, durch welche also die generative Zelle in zwei Spermazellen zerlegt wird. Wie Wiegand (Bot. Gazette Bd. 28) es bei *Potamogeton* konstatiert hat, bleiben diese, so lange die Pollenkörner noch in der Anthere liegen bleiben, stets in Verbindung miteinander; bei *Ruppia* sind sie indessen nicht rundlich, sondern bilden zusammen einen schmal spulförmigen Körper, dessen Enden oft stark zugespitzt sind.«

Auch Wefelscheid (13) fand eine Teilung der generativen Zelle, und zwar bei *Asclepia cornuti*. »Die Tochterzellen waren durch eine stark tingierbare und relativ dicke Membran voneinander getrennt. Eine derartig stark ausgebildete Membran zwischen den beiden generativen Zellen scheint bisher noch nicht beobachtet zu sein.« Die Abbildung Gagers ist verschieden von den Feststellungen Wefelscheids. Wefelscheid glaubt anormale Entwicklungszustände vor sich gehabt zu haben, da das Material bereits bei der Fixation einen krankhaften Eindruck machte.

Immerhin bleibt die Möglichkeit bestehen, daß gelegentlich die beiden Spermazellen ihr Eigenplasma gut abgrenzen, dann würden sie aber auch unter Umständen in der Lage sein, sich noehmals zu teilen, wie wir z. B. derartige wiederholte Teilungen der Spermakerne im Pollenschlauch kennen, ich erinnere nur an die von STRASBURGER (2) mitgeteilten Fälle von *Scilla* und *Ornithogalum* oder die Angabe von SCHNIEWIND-THIES (14) über fünf Kerne im Pollenschlauch von *Scilla sibirica*. KÖRNICKE (7) führt diese wiederholten Teilungen auf bestimmte den einzelnen Spermazellen eigene Plasmahüllen zurück.

Melandrium album.

Von dem mit *Melandrium album* cytologisch übereinstimmenden *Mel. rubrum* liegen Abbildungen von STRASBURGER (15) vor, die sowohl reife dreikernige Pollenkörner, als auch die Verhältnisse im zweikernigen Pollenkorn darstellen. Insbesondere die Fig. 16, Taf. XX, die den vegetativen und die beiden generativen Kerne bei 1600facher Vergrößerung zeigt, wird zum Vergleich herangezogen werden müssen, weil STRASBURGER hier von den »beiden generativen Zellen« spricht und die reifen Pollenkörner folgendermaßen (S. 456) definiert: »Man erblickt dort stets denselben, als unregelmäßig konturiertes Gebilde sich kennzeichnenden vegetativen Kern, dieselben zwei kleinen aus der Teilung der generativen Zelle hervorgegangenen Spermazellen.«

Nach meinen Beobachtungen gibt die generative Zelle vor der Teilung ihre Selbständigkeit auf, so daß die beiden Spermakerne keine besonderen generativen Zellen um sich abgegrenzt haben, sondern genau wie bei *Sambucus* durch einen helleren Hof vom Cytoplasma des übrigen Pollenkorns abgegrenzt sind. Auch die genannte Fig. 16 bei STRASBURGER ist insofern für meine Beobachtungen beweiskräftig, als STRASBURGER den helleren Hof gemeinsam um die beiden Spermakerne zeichnet, diese aber nicht durch eine Zellwand trennt, so daß also auch seine Abbildung keineswegs zwei generative Zellen weist, wenn auch STRASBURGER den helleren Hof um die Spermakerne als Cytoplasma der generativen Zellen angesehen hat.

Ich habe daher mein besonderes Augenmerk auf das Verhalten der generativen Zelle vor und nach ihrer Teilung gerichtet und bin zu folgenden Beobachtungen gekommen:

Die erste generative Zelle wird in normaler Weise gebildet, ihr Kern nimmt etwa die Hälfte der ganzen Zelle ein. Der generative Kern hat etwa den halben Durchmesser, wie der vegetative Kern, ebenso verhalten sich die zugehörigen Kernkörperchen. Das Cytoplasma der gene-

rativen Zelle zeigt keine Besonderheiten, vor allem ist auch durch die Färbung keine Abweichung von dem Cytoplasma der vegetativen Zelle festzustellen. Das Cytoplasma der letzteren ist sehr gering und eigentlich nur der Peripherie und dem vegetativen Kern angelagert. Es folgt nunmehr die Wanderung der generativen Zelle in die vegetative. Zuerst rundet sich die vorher scheibenförmige generative Zelle ab und beginnt sich nach der Mitte des Pollenkorns vorzuwölben; zu gleicher Zeit buchtet sich hier die vegetative Zelle ein und ihr Zellkern, der vorher dem generativen Kern in der Radiallinie gegenüber lag, wandert zur Seite; gleichzeitig ist eine Zunahme des Cytoplasmas an dieser Stelle zu beobachten. Das nächste Stadium zeigt uns die generative Zelle bereits völlig von der vegetativen umschlossen, wir sehen also, daß bis hierher das Verhalten völlig normal ist, wie es Friemann (16) für die Monokotylen beschrieben hat.

Jetzt beginnen Veränderungen im Cytoplasma. Die Zellwand der generativen Zelle verschwindet allmählich, während die vegetative Zelle sich mit intensiv gefärbtem Cytoplasma, das jetzt eine größere Anzahl Vacuolen enthält, füllt. Schließlich ist die Abgrenzung der früheren generativen Zelle nur noch an dem helleren Hofe zu sehen, der jetzt den generativen Kern umgibt und sich gut von dem reichlichen Cytoplasma der vegetativen Zelle abhebt. Allmählich nimmt die Färbbarkeit des Cytoplasmas noch zu, der generative Kern vergrößert sich und sondert die Chromosomen aus. Von irgendwelchen Resten der generativen Zelle ist nichts mehr zu sehen. Taf. VI, Fig. 20 zeigt die Kernplatte in Polansicht; es sind zwölf Chromosomen sichtbar, von denen eins wesentlich größer ist. Diese Verhältnisse sind uns durch Strasburger von *Melandrium rubrum* bereits bekannt. Die Spindel des generativen Kernes ist sehr klein; die Fasern sind kaum festzustellen. Die Anaphase zeigt uns um den Phragmoplasten herum einen helleren Hof, aber sonst keine Eigentümlichkeiten.

In Taf. VI, Fig. 23 sehen wir nunmehr ein reifes dreikerniges Pollenkorn. Die beiden generativen Kerne lassen deutlich ein kleines Kernkörperchen erkennen und auch Chromatinkörnchen (in seiner schon oben angezogenen Fig. 16 zeichnet Strasburger die generativen Kerne ohne jede innere Differenzierung); um jeden der beiden generativen Kerne befindet sich ein kleiner heller Hof, aber weder Cytoplasma noch eine Zellabgrenzung. Der vegetative Kern hat einen gelappten Umriß, ist aber sonst gegenüber den vorhergehenden Stadien unverändert geblieben. Im Cytoplasma liegen eine Anzahl kleiner extranuclearer Nucleolen verteilt. Zu bemerken ist noch, daß das Cytoplasma nicht mehr so dicht ist und das Volumen des Pollenkorns sich wesentlich vergrößert hat.

Melandrium nimmt also gewissermaßen eine Mittelstellung zwischen *Sagittaria* und *Sambucus* ein. Mit *Sagittaria* ist die Ausbildung der ersten generativen Zelle und die Auflösung dieser Zelle vor der Teilung des primären generativen Kernes gemeinsam, während die Gestalt der generativen Kerne und der helle Hof um dieselben mit *Sambucus* übereinstimmt.

Es ergibt sich somit aus den vorstehenden Untersuchungen, die mit den bisherigen Befunden an anderem Material in Einklang zu bringen sind, daß bei der Teilung der generativen Zelle vor der Keimung des Pollenschlauches im allgemeinen keine zwei einzelne generative Zellen gebildet werden. Der Vorgang verläuft vielmehr in der Weise, daß z. B. bei *Asclepias* die generative Mutterzelle bestehen bleibt und die zwei generativen Kerne umschließt. »Im allgemeinen gibt die generative Zelle, nachdem ihr Kern geteilt ist, ihre Selbständigkeit auf. Das geschieht entweder sofort, wenn, wie bei *Lilium*, die Teilung des generativen Kernes sich erst im Pollenschlauch vollzieht, oder etwas später, falls die Teilung im ungekeimten Pollenkorn schon vor sich ging. Es können alsdann die beiden generativen Kerne eine Zeitlang einen Zelleib behalten, und in diesem wandern sie beispielsweise bei *Asclepias* noch in den Pollenschlauch ein (nach Gager). Bevor sie in Funktion treten, büßen also unter allen Umständen die generativen Kerne des angiospermen Pollens ihr Eigenplasma ein (3).«

Häufiger scheint jedoch der Fall einzutreten, daß die generative Zelle sich vor der Teilung des generativen Kernes auflöst; es liegen dann die drei Kerne des Pollenkorns im gemeinsamen Cytoplasma. Das Kennzeichen dieses Verhaltens bildet die vorherige normale Ausbildung der generativen Zelle und die normale Einwanderung der generativen Zelle in die vegetative. Hierher gehören *Sagittaria*, *Melandrium*, *Silphium* usw.

Endlich kann die Ausbildung der generativen Zelle überhaupt unterbleiben; es geht dann aus der Teilung des primären Pollenkerns eine zweikernige Pollenzelle hervor, deren einer Kern sich dann nochmals teilt, so daß eine dreikernige Zelle sich ergibt. Hierbei ist noch zu bemerken, daß die Tochterkerne des primären Pollenkerns sich gut voneinander unterscheiden lassen, indem der eine Kern den Typus des vegetativen Pollenkerns zeigt, der andre den des generativen Kernes. Dies alles ist z. B. der Fall bei *Sambucus*.

Entwicklungsgeschichtlich betrachtet, stellt die Verlegung der Teilung des generativen Kernes einen weiteren bzw. den letzten Schritt in der Richtung vor, die gesamte Ausbildung der haploiden Generation auf der

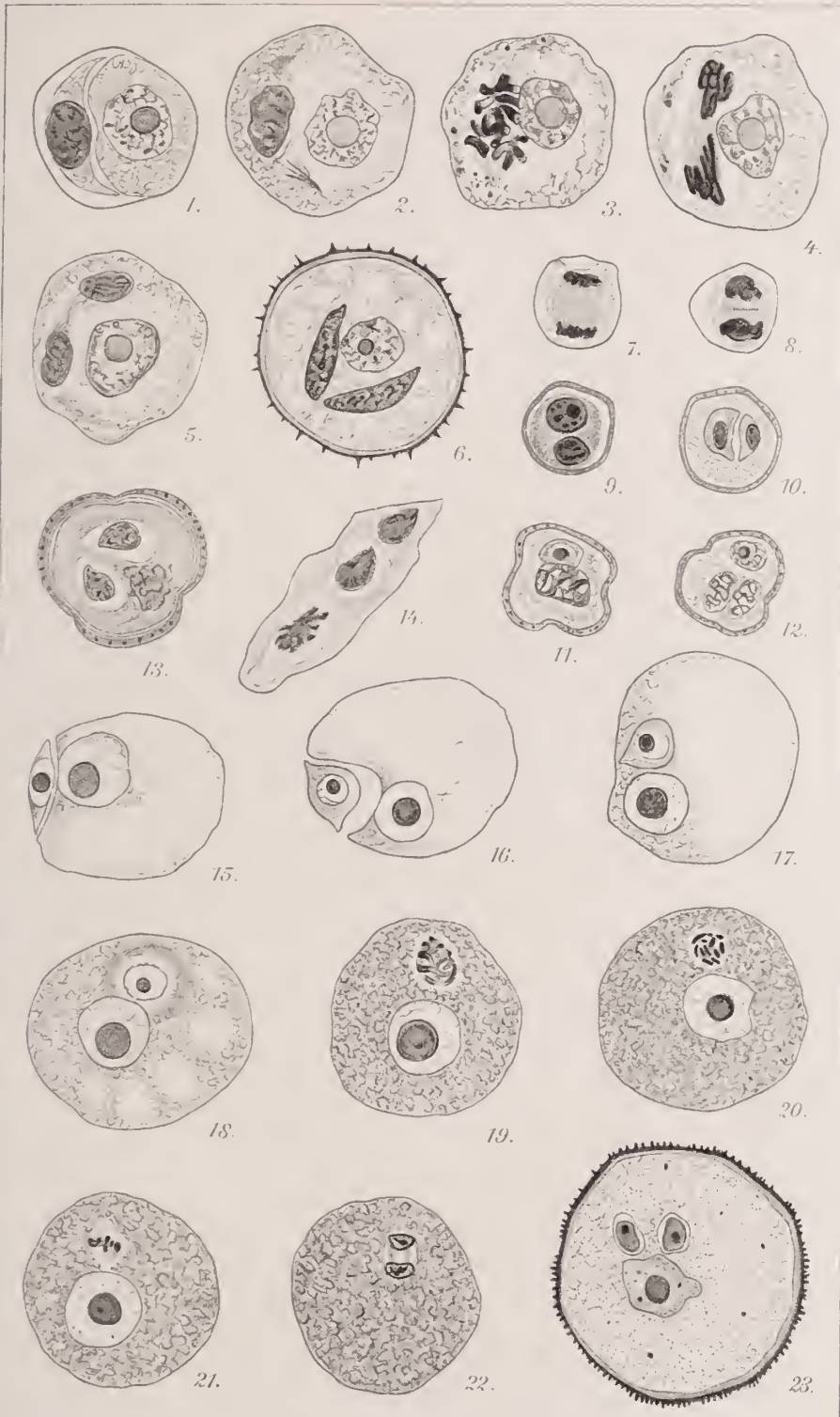
diploiden zu Ende zu führen. Vielleicht liegt der Nutzen für die Pflanzen darin, daß die Reifung im Pollensack ungestört zu Ende geführt werden kann, da ja die Zufälligkeiten, die eine ungestörte Teilung der Spermazellen während der Keimung gefährden könnten, ausgeschaltet sind. Darin, daß Pflanzen aus den verschiedensten Gruppen zu dieser Teilung übergegangen sind, dürfte ein Zeichen für die allgemeine Zweckmäßigkeit dieses Verhaltens zu finden sein und auch seine biologische Bedeutung liegen, denn daß es sich um eine entwicklungsgeschichtlich so früh aufgetretene Eigenschaft, die die Verteilung über die verschiedensten Pflanzengruppen erklären könnte, handeln sollte, ist ohne weiteres abzulehnen.

Von Wichtigkeit sind die Teilungen des generativen Kernes vor der Keimung im Pollenkorn, weil sie uns zeigen, daß die generativen Kerne kein Eigenplasma zugeteilt erhalten, daß also bei der Befruchtung der Kern alleiniger Träger der Erbeinheiten ist.

Auch insofern ist die Kenntnis von den genaueren cytologischen Verhältnissen der beiden Spermakerne im ungekeimten Pollenkorn von Interesse, als sie uns gestattet, Vergleiche mit der Teilung des generativen Kernes im Pollenschlauch zu ziehen und hierbei das Wesentliche dieser Teilungen von den Zufälligkeiten, die durch die besonderen Verhältnisse des Pollenschlauches gegeben sind, zu trennen.

Literaturverzeichnis.

1. Elfving, Fr. Studien über die Pollenkörner der Angiospermen. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 13. 1878.
2. Strasburger, E. Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang der Phanerogamen usw. Jena 1884.
3. Strasburger, E. Chromosomenzahlen, Plasmastrukturen, Vererbungsträger und Reduktionsteilung. Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd. 45. 1908.
4. Digby, L. The cytology of *Primula Kewensis* and of other related *Primula* Hybrids. Ann. of Bot. Bd. 26. 1912.
5. Schürhoff, P. N. Über die Beziehungen des Nucleolus zu den Chromosomen und Spindelfasern. Flora 1917.
6. Schaffner, J. H. Contribution to the Life-History of *Sagittaria variabilis*. Bot. Gazette Bd. 23. 1897.
7. Körnicke, M. Centrosomen bei Angiospermen? Flora. Bd. 46. 1906.
8. Halsted, B. D. Three nuclei in pollen grains. Bot. Gazette Bd. 12. 1887.
9. Gager, G. The development of the Pollinium and Spermeells in *Asclepias cornuti* Decaisne. Ann. of Bot. 1902.
10. Lagerberg, T. Studien über die Entwicklungsgeschichte und systematische Stellung von *Adoxa moschatellina* L. K. Sv. Vetensk. Handl. Bd. 44. 1909.



Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig.

11. Juel, H. O. Studien über die Entwicklungsgeschichte von *Hippuris vulgaris*. Nov. act. reg. soc. Sc. Upsala. 1911.
12. Murbeck, Sv. Über die Embryologie von *Ruppia rostellata* Koch. K. Sv. Vetensk. Handl. Bd. 36. 1902.
13. Wefelscheid, G. Über die Entwicklung der generativen Zelle im Pollenkorn der dikotylen Angiospermen. Diss. Bonn 1911.
14. Schniewind-Thies, J. Die Reduktion der Chromosomenzahl und die ihr folgenden Kernteilungen in den Embryosackmutterzellen der Angiospermen. Jena 1901.
15. Strasburger, E. Über geschlechtsbestimmende Ursachen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 48. 1910.
16. Friemann. Über die Entwicklung der generativen Zelle im Pollenkorn der monokotylen Pflanzen. Diss. Bonn 1910.

Tafelerklärung.

Alle Abbildungen sind bei 1000facher Vergrößerung gezeichnet.

Sagittaria sagittifolia.

1. Pollenkorn mit vegetativer und generativer Zelle.
2. Degeneration der generativen Zelle.
3. Spindel des generativen Kernes; zahlreiche extranucleare Nucleolen.
4. Anaphase der Teilung des generativen Kernes.
5. Die beiden Spermakerne ausgebildet.
6. Reifes dreikerniges Pollenkorn.

Sambucus racemosa.

7. Teilung des primären Pollenkerns.
8. Anaphase dieser Teilung mit schwacher Anlage einer Zellplatte.
9. Zweikerniges Pollenkorn; der vegetative Kern ist am Kernkörperchen zu erkennen.
10. Zweikerniges Pollenkorn, in dem beide Kerne ein großes Kernkörperchen ausgebildet haben.
11. Der generative Kern in der Prophase.
12. Dreikerniges junges Pollenkorn.
13. Reifes dreikerniges Pollenkorn.
14. Pollenschlauch mit vegetativem und beiden generativen Kernen.

Melandrium album.

15. Pollenkorn mit vegetativer und generativer Zelle.
16. Einwandern der generativen Zelle in die vegetative.
17. Die generative Zelle von der vegetativen umschlossen.
18. Desorganisation der generativen Zellwand.
19. Prophase des generativen Kernes.
20. Kernplatte des generativen Kernes in Polansicht.
21. Spindel des generativen Kernes.
22. Anaphase der Teilung des generativen Kernes.
23. Reifes dreikerniges Pollenkorn.

Über die experimentelle Beeinflussung der Größe pflanzlicher Chromatophoren durch die Temperatur.

Von

Otto Hartmann (Graz).

Mit Tafel VII und 10 Textfiguren.

Die experimentelle Cytologie, die sich der Temperatur als variablen Faktors bedient, hat verhältnismäßig wenig auf botanischem Gebiete gearbeitet. Speziell denke ich an Experimente, die im Sinne der Kernplasmarelationslehre und überhaupt der cytologischen Gleichgewichte unternommen wurden. Nachdem durch die bahnbrechenden Untersuchungen Gerassimows an Algen für Hertwig ein fester Ausgangspunkt für seine bekannte Lehre gewonnen war und nun an Protozoen und Metazoen der Einfluß äußerer und innerer Faktoren im Sinne der Hertwigschen Theorie untersucht wurde, haben diese Probleme, soweit mir bekannt, auf botanischer Seite wenig Bearbeitung gefunden.

Nachdem wir wissen, daß Kern, Nucleolus und Zellgröße in bestimmten, fast gesetzmäßig zu nennenden Beziehungen zueinander stehen, und daß diese intracellulären Gleichgewichtsbeziehungen durch äußere und innere Faktoren in ebenso gesetzmäßig wie tiefgreifender Weise beeinflußt werden können, lag es nahe, auch die Größe pflanzlicher Chloroplasten unter dem Einflusse experimentell veränderter Temperatur von diesen Gesichtspunkten aus zu untersuchen[1]).

Winkler hat die sehr einleuchtende Ansicht entwickelt, daß die Bedeutung der Konstanz der Chromosomenzahl darin gelegen sei, daß durch sie einmal die Kerngröße bestimmt würde, dann aber durch diese gemäß dem Prinzip der Kernplasmarelation auch die Zellgröße fixiert wäre. Die Zellgröße ist nun von großer physiologischer Bedeutung für Pflanze und Tier, denn die Austausch- und Stoffwechselbeziehungen vollziehen sich in bestimmter Abhängigkeit von der spezifischen Oberfläche

[1]) Auf die Notwendigkeit speziell von Experimenten über die Chloroplastengröße weist auch Küster hin.

der Elemente (aktive Oberfläche im Sinne Pütters)[1]), also vom Quotienten, der das Verhältnis des Volumens zur Oberfläche ausdrückt. Von diesem Standpunkt läßt sich überhaupt der cellulare Aufbau lebender Wesen am besten verstehen. Die Bedeutung der Chromosomenzahl und Kerngröße ist demnach auf diese Weise gut faßbar. Winkler hatte nun schon früher die Frage aufgeworfen, ob nicht auch zwischen Chromosomenzahl bzw. Kerngröße und andern Zellbestandteilen eine derartige funktionale (im mathematischen Sinne) Abhängigkeit bezüglich der Größe, Zahl usw. bestünde, und er betont überhaupt speziell im Hinblick auf die Chloroplasten die Notwendigkeit darauf abzielender Experimente.

Gerassimow hatte gefunden (1902), daß künstlich erzeugte zweikernige *Spirogyra*-Zellen mehr Chlorophyllbänder besitzen als Zellen, in denen die zwei Kerne nachträglich zu einem großen verschmolzen sind. Hier war also weniger Abhängigkeit von der Gesamtkern- bzw. Chromosomenmasse gegeben als die Einsicht, daß offenbar zwei getrennte Kerne, als zwei getrennte cytologische Centren, unabhängig voneinander die Chlorophyllbandausbildung beeinflussen, während ein einziger großer sich diesbezüglich wie ein normaler verhält. Von großem Interesse sind Beobachtungen von Němec an *Anthoceros*. Er fand, daß kleinere ausgewachsene Zellen derselben Zellschicht kleinere Chloroplaste besitzen als größere. Hier ist also in gewissem Sinne zum ersten Male eine gesetzmäßige Beziehung zwischen Chromatophorengröße und Zellgröße gefunden, die jedoch, da *Anthoceros* nur einen Chromatophor besitzt, leichter verständlich ist.

Die schönsten und beweiskräftigsten Untersuchungen hat aber in letzter Zeit Winkler angestellt. Adventivsprosse als das Resultat einer Pfropfung zweier *Solanum*-Arten, die offenbar aus tetraploiden, verschmolzenen Zellen ihren Ursprung nahmen, besitzen durchweg größere und dickere Organe (z. B. Blätter) als die einzelnen Ausgangsformen, daher nennt sie Winkler var. *Gigas*. Die Zellenzahl z. B. der Blattdicke ist jedoch die gleiche wie in den diploiden Normalformen, so daß also die Zellgröße verändert ist, was sich auch mikroskopisch schön demonstrieren läßt. Es zeigt sich nun, daß diese großen, tetraploiden Zellen bedeutend größere Chlorophyllkörner besitzen: »Die spezifische Größe der Chromatophoren in einer pflanzlichen Zelle ist abhängig von der Chromosomenzahl ihres Kernes.« Also nicht nur für Kern- und Zellgröße ist die Chromosomenzahl als fixierende Norm von Beden-

[1]) Pütter, A., Aktive Oberflächen- und Organfunktion. Zeitschr. allg. Physiol. 16 1914.

tung, sondern auch für Chloroplasten und wohl überhaupt für alle Zellbestandteile distinkter und charakteristischer Größe. Die Konstanterhaltung der geringen Größe der Chlorophyllkörner ist in Anbetracht der dadurch gebildeten großen Oberflächenentwicklung im Sinne leichter Ableitung der Assimilaten und Aufnahme neuer Rohstoffe von großer Bedeutung, und so ist die so auffallende und zu abenteuerlichen Hypothesen Anlaß gebende Konstanz der Chromosomenzahl auch dadurch in neues und interessantes Licht gerückt. Ist diese Konstanz auch nicht vielleicht direkt als Regulator aufzufassen, so ist sie uns doch ein sichtbares Zeichen unsichtbarer, im Wesen der Zelle als lebenden Systems gelegener Eigenschaften, die die Größe der Gesamtzelle und ihrer Teilsysteme normieren.

Ein Zustand gegenseitigen Ausgleiches und konstanter gegenseitiger Größenänderungen vergleichbar einem stationären Gleichgewicht ist also bei Konstanz äußerer Faktoren zwischen Chromosomenzahl, Kern-, Zell- und Chloroplastengröße bewiesen. Die Abhängigkeit ersterer Größen von äußeren Faktoren, besonders der Temperatur, ist bekannt, und demgemäß war es von Interesse, den Einfluß dieses Faktors auf die Größe pflanzlicher Chromatophoren zu untersuchen. Nun wissen wir — siehe die Zusammenfassung bei Senn —, daß bei extremen Temperaturänderungen als Folge einer Reizwirkung die Chromatophoren häufig Kontraktionen durch Abkugelung zeigen, und daß erst mit der Zeit, die Stunden bis zu einem Tage währen kann, eine neue Expansion unter den veränderten Bedingungen stattfindet. Auch Licht und andre Faktoren wirken auf die Größe im Sinne einer aktiven Gestaltveränderung der Chloroplasten ein, indem diese unter günstigen Bedingungen flach ausgebreitet sind, als Reizwirkung aber eine Abkugelung zeigen. Natürlich ist es klar, daß wir nicht nach dieser durch Gestaltsveränderung bedingten scheinbaren Größenänderung fragen, sondern daß uns nur die Veränderung der Masse dieser Gebilde interessiert, die entweder innerhalb relativ kurzer Zeit, wie das auch an Kernen beobachtet wird, bei Temperaturerhöhung durch direkte Substanzabgabe und Schwund zustande kommen könnte oder dadurch — ein Fall, der als Regulation der Zell- und Kerngröße bei teilungsfähigen Zellen während der Entwicklung beobachtet wird —, daß durch Teilung die Größe vermindert wird, also die Maximalgröße, bis zu der Wachstum ohne Teilung möglich ist, eine verminderte ist.

Die Experimente wurden an Wasserpflanzen (*Riccia*, *Lemna*, *Elodea* und *Spirogyra*) ausgeführt, was sich experimentell zur Vermeidung anderweitigen Temperatureinflusses (Transpiration usw.) als gut erwies. Die

Messung der Chlorophyllkörner erfolgte meistenteils am lebenden Objekte, und zwar an vollkommen normal ausgebreiteten Chloroplasten. Die Gebilde wurden bei genau 2000facher Vergrößerung mittels Zeichenapparates gezeichnet und dann ausgemessen[1]).

Nachstehende Tabelle ergibt die Resultate überaus zahlreicher Messungen.

Objekt	Bemerkung	Kultur-temp. °C	Kulturdauer	Chloroplasten Länge μ	Chloroplasten Breite μ	Fläche der Chloroplasten in μ^2	Q_{10}[2])
Lemna	fixierte und gefärbte Schnitte	5°	20. XII. — 2. I.	4,6	4,6	16,6	1,06
		37°	20. XII. — 2. I.	4,2	4,2	13,8	
	lebend	0°	20. XII. — 27. I.	6,35	6,35	31,7	1,08
		30°	27. I. — 3. II.	5,75	5,75	25,8	
Riccia	lebend	0°	14 Tage	5,45	5,45	23,4	1,16
		30°	27. I. — 3. II.	4,35	4,35	14,8	
Elodea	junge, erst in der veränderten Temperatur gewachs. Blätter, lebend.	0°	einige Wochen	6,35	4,20	20,9	1,07
		6°	» »	5,80	4,40	20,0	1,25
		20°	3 Tage	4,70	3,80	14,0	1,16
		30°	27. I. — 2. II.	3,95	3,95	12,1	
		43°	3 Tage	4.2	4,0	13,1	
	alte Blätter, lebend	5°	einige Wochen	5,1	5,1	20,4	1,20
		43°	3 Tage	3,6	3,6	10,1	

Ich wende mich nun einer Besprechung der Experimente im einzelnen zu.

1. Versuche an *Lemna*.

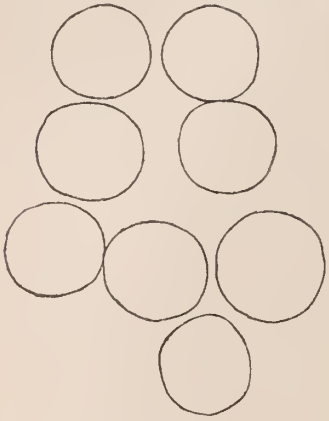
Material, das bisher im Aquarium bei etwa 10° C. gezüchtet worden war, wurde zu einem Teil bei einer Temperatur von 5° C., zu einem andern im Thermostaten bei sonst gleichen Bedingungen bei 37° C. gezüchtet. Versuchsdauer in der Wärme 14 Tage. Nach Fixierung mit konzentriertem Sublimat-Pikrinsäurealkohol wurden an mit Eisenhämatoxylin-Bordeaux R gefärbten Schnitten die Chloroplasten gemessen. Das Resultat zeigen die beiden ersten Zeilen der Tabelle.

Um die Fehler, die durch Fixierung usw. bedingt sein können, auszuschalten, wurden in einer zweiten Versuchsserie, in deren Kältekultur die Temperatur von 5° schließlich auf fast 0° sank und in der Wärme 30°

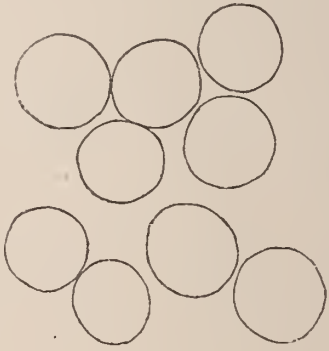
[1]) Auch auf die Menge gebildeter Stärke ist zu achten, da diese in größerer Ansammlung die Größe der Chloroplasten stark vermehren kann. Es wurde immer unter solchen Bedingungen untersucht, daß nur ganz wenig Stärke in Form kleinster Körnchen im Stroma enthalten war.

[2]) Temperaturkoeffizient für 10° C.

betrug, die Chlorophyllkörner lebender Zellen untersucht. Die Größendimensionen der Chloroplasten sind größer als die in den fixierten Präparaten und ihre geringere Größe in der Wärmekultur ungemein deutlich (Textfig. 1, 2). Die beiden Mikrophotographien Taf. VII, Fig. 9 und 10

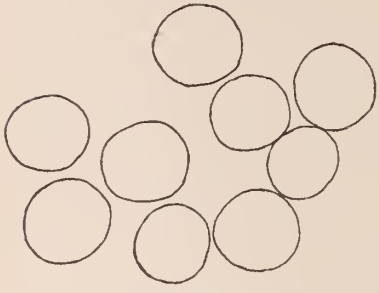


Textfig. 1.
Lemna, Chlorophyllkörner,
Wassertemp. 0°—2° C.
Vergr. 2000 fach.

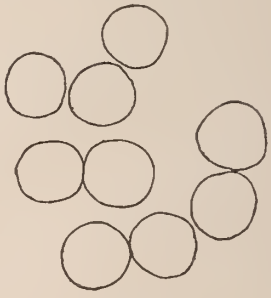


Textfig. 2.
Lemna, Chlorophyllkörner,
Wassertemp. 30° C.
Vergr. 2000 fach.

sind nach mit Säurefuchsin, das die Chloroplasten sehr distinkt und elektiv färbt, gefärbten Totalpräparaten hergestellt. Auch die Zellkerne bzw. Nucleolen sind in der Wärmekultur bedeutend kleiner.



Textfig. 3.
Riccia, Chlorophyllkörner,
Wassertemp. 0°—2° C.
Vergr. 2000 fach.



Textfig. 4.
Riccia, Chlorophyllkörner,
Wassertemp. 30° C.
Vergr. 2000 fach.

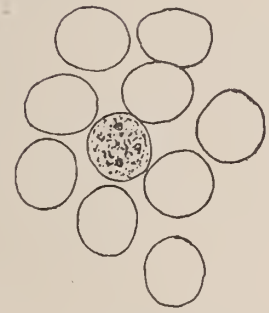
2. Versuche an *Riccia* (rein vegetative Sprosse).

Exemplare aus Aquariumkultur, die bisher bei 10° kultiviert worden waren, wurden 14 Tage lang in einer Temperatur von 0°—2° C. gezüchtet, in der Wärme bei 30° C. 7 Tage lang. Gemessen wurde direkt am intakten

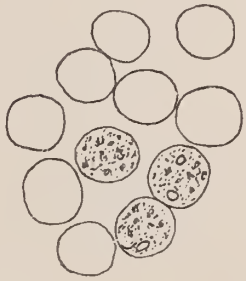
lebenden Organismus. Auch hier ist eine starke Verkleinerung der Chlorophyllkörner in der Wärme der Kälte gegenüber bemerkbar (Taf. VII, Fig. 3, 4). Die Mikrophotographien Taf. VII, Fig. 11, 12 wurden ebenfalls nach S-Fuchsin-Totalpräparaten hergestellt.

Der Gesamteindruck der Grünfärbung ist wie auch bei *Lemna* in der Wärmekultur deutlich weniger intensiv.

Textfig. 5.
Elodea, Chlorophyllkörner aus jungen Blättern.
Wassertemp. 0°—2° C.
Vergr. 2000 fach.



Textfig. 6.
Elodea, Chlorophyllkörner aus jungen Blättern.
Wassertemp. 20° C.
Vergr. 2000 fach.



Textfig. 7.
Elodea, Chlorophyllkörner aus jungen Blättern.
Wassertemp. 30° C.
Vergr. 2000 fach.

3. Versuche an *Elodea canadensis*.

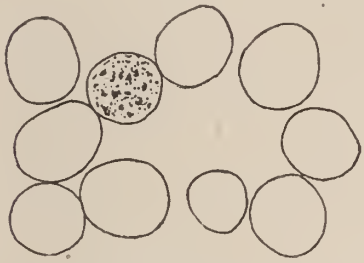
Die meisten und genauesten Experimente wurden an diesem Objekt ausgeführt. Hier suchte ich auch Näheres über die Geschwindigkeit sowie die Art (ob Substanzabgabe oder Verkleinerung bei der Teilung) der Größenreduktion zu erfahren.

Kräftige Triebe aus einer Temperatur von 5° C. wurden einerseits im Thermostaten bei 20° bzw. 30° und 43° C., anderseits bei fast 0° gezüchtet. Die jungen, schon vollkommen ergrünten Blätter, die erst unter der jeweiligen Versuchstemperatur gewachsen waren, wurden lebend untersucht. Man sieht aus der Tabelle, daß die Größe der Chloroplasten dauernd mit der Temperaturerhöhung abnimmt, und zwar bei niedersten Temperaturen wenig, bei mittleren stark und bei höchsten so ziemlich gar nicht mehr. Ob eine sekundäre Vergrößerung bei maximaler Temperatur stattfindet, ähnlich wie das von mir in der folgenden Arbeit für den Zellkern gezeigt wurde, ist zweifelhaft. (Vgl. Textfig. 5—7 sowie die Mikrophotographien Taf. VII, Fig. 1—3.) Der lichtere Ton der Blätter, der schon deutlich bei 20°—30° C. gegenüber niederen Temperaturen bemerkbar ist und sich besonders stark in der lichteren Grünfärbung älterer, weniger noch junger und wachsender Blätter ausprägt, ist bei 43° schon sehr beträchtlich. Alle Blätter, die ausgewachsen einer stärkeren Temperaturerhöhung ausgesetzt werden, blassen stellenweise fast ganz aus, obwohl die Chlorophyllkörner auch dort noch vorhanden sind, offenbar findet eine Zerstörung des Chlorophylls einerseits, eine Hemmung seiner Bildung in jungen Blättern anderseits statt. Säurefuchsin — ein Farbstoff, der offenbar als spezifisches Reagens auf chlorophyllführende Chloroplasten anzusehen ist — färbt derartige ausgeblaßte bzw. schwächer grün gefärbte Chloroplasten nicht mehr, bzw. nur schwach, dieses Ausblassen ist jedoch in diesem Grade nur bei meinen Versuchen in 43° C. bemerkbar. Bei 43° C. gewachsene Blätter zeigen vielfach starke einseitige Zusammenballung und Agglutination der Chlorophyllkörner, die sich bald um den Kern, bald an einem Ende der Zelle aufhäufen. Diese Erscheinung, die auch mit teilweisem Zerfall oder Zerfließen der Körner verbunden zu sein scheint, ist bei alten Blättern, die als solche erst der Temperaturerhöhung ausgesetzt worden waren, fast gar nicht zu bemerken, höchstens findet geringeres Zusammenscharen an einem Orte in der Zelle statt (Photographie Taf. VII, Fig. 3). Offenbar ist dieses verschiedene Verhalten auf Verschiedenheiten in der colloiden Beschaffenheit, Quellungsgrad usw. der Plasma- und Chlorophyllkörnercolloide zurückzuführen.

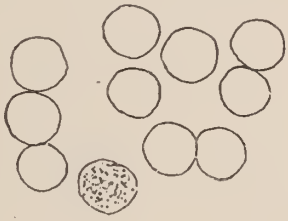
Nach jenen Experimenten, in denen kleinere Chloroplasten in denjenigen jungen Blättern auftreten, die bei höheren Temperaturen sich entwickelt haben, kann man nur feststellen, daß während der Bildung neuer chlorophyllführender Zellen, die natürlich mit zahlreichen Teilungen der Chloroplasten verbunden ist, offenbar deshalb kleinere Chlorophyllkörner entstehen und dann im betreffenden Gewebe persistieren, weil

die maximale Größe, bis zu der Wachstum der Körner ohne Teilung erfolgen kann, in der Wärme geringer ist als bei niederer Temperatur. Hier liegt also offenbar der analoge Fall vor wie bei der Embryonalentwicklung pflanzlicher und besonders tierischer Organismen bezüglich der Kern- und Zellgröße. Ob jedoch auch in ruhenden ausgebildeten Zellen des Dauergewebes, in denen normalerweise Teilungen von Chloroplasten nur vereinzelt vorkommen, eine nachträgliche Verkleinerung dieser Gebilde bei Temperaturerhöhung durch Teilung oder Substanzabgabe erfolgt, — das war erst zu untersuchen.

Bringt man Sprosse von *Elodea* mit ausgebildeten, alten Blättern aus niederer Temperatur (5°), in der sie sich seinerzeit entwickelt haben, in hohe Temperatur (43° C.), so findet man, daß nach 2—3 Tagen einerseits die Grünfärbung der Blätter an Intensität abgenommen hat, anderseits eine ziemlich bedeutende Größenabnahme der Chloroplasten erfolgte von ganz ähnlicher Größenordnung, wie sie auch bei jungen Blättern, die sich erst unter der hohen Temperatur entwickelten, beobachtet wurde (vgl. Tabelle und Textfig. 8 und 9). Bei der hohen Temperatur



Textfig. 8.
Elodea, Chlorophyllkörner aus alten Blättern.
Wassertemp. 5° C.
Vergr. 2000 fach.



Textfig. 9.
Elodea, Chlorophyllkörner aus alten Blättern.
Nach 3 Tagen Kultur in Wassertemp. 43°—45° C.
Vergr. 2000 fach.

beobachtet man in den alten Blättern, wie schon früher bemerkt, teilweise Zusammenballung oder Anhäufung der Chromatophoren. Es kann also auch in ausgebildeten Zellen des Dauergewebes Reduktion der Größe der Chlorophyllkörner erfolgen.

Um Näheres über die Art dieser Größenreduktion in ausgewachsenen Blättern zu erfahren, habe ich nachfolgende Untersuchung angestellt.

Von einem großen *Elodea*-Zweig mit reichlich entwickelten Blättern wurden einige ausgewachsene Blätter, die in niederer Temperatur gewachsen waren, fixiert und untersucht. Hierauf wurde der übrige Zweig

in hohe Temperatur (40°) übertragen und nun nach je 1, $2^1/_2$, 7 und 24 Stunden Blätter zur Untersuchung fixiert. Es zeigte sich folgendes: Die erste deutliche Verkleinerung zeigt sich nach etwa 7 Stunden; da in dieser Zeit Chromatophorenteilung nicht in irgend auffallendem Maße zu beobachten war, so ist diese Größenreduktion auf Substanzschwund zurückzuführen. Eine Kontraktion und also nur scheinbare Volumverminderung scheint nicht in Betracht zu kommen, da die Chloroplasten nach wie vor ausgebreitet waren. Nach 24 Stunden der Versuchsdauer sind die Chloroplasten sehr stark an Größe reduziert und erscheinen dichter und kompakter gebaut, was sich auch in der intensiven Färbung mit S-Fuchsin ausspricht. In manchen Zellen sind sie offenbar im teilweisen Absterben begriffen und ausgeblaßt, überhaupt sind die Blätter lichter grün als in niederer Temperatur. In vielen Zellen sind die Chlorophyllkörner an den Wänden oder um die Kerne angesammelt (ähnlich wie in Fig. 3 auf Taf. VII). Hier hat also eine Größenreduktion, die nicht auf Zerteilung zurückgeführt werden kann, schon nach einigen Stunden begonnen und in einem Tage offenbar das Minimum der Chlorophyllkerngröße als neuen Gleichgewichtszustand erreicht.

Es fragt sich nun, wie verhält sich die Zahl der Chlorophyllkörner bei hoher Temperatur?

In den Experimenten, wo ausgewachsene Blätter bei hoher Temperatur eine offenbar direkte Größenreduktion ihrer Chlorophyllkörner erfahren, ist abgesehen von dem Zugrundegehen und der vereinzelten Vermehrung durch Teilung einzelner die Gesamtzahl pro Zelle offenbar unverändert. In jenen Fällen jedoch, wo die jungen Blätter, die sich erst unter den veränderten Temperaturbedingungen gebildet hatten, zur Untersuchung gelangten, scheint mir pro Zelle die Anzahl der Chloroplasten vermehrt entsprechend ihrer geringeren Größe, so daß also das Gesamtvolum etwa gleich sein dürfte und die Verteilung auf eine größere Anzahl entsprechend kleinerer Chlorophyllkörner im Sinne einer physiologischen Anpassung an die durch die Temperatur veränderten Stoffwechselbedingungen zu verstehen ist. Eine kurze Besprechung sollen nun noch die Fragen erfahren. Einmal der offensichtlich geringere Chlorophyllgehalt sowohl junger sich bildender Blätter als ausgewachsener bei höheren Temperaturen.

Daß äußere Einflüsse auf den Chlorophyllgehalt der Blattorgane Einfluß haben können, ist bekannt. So verhindert nach Sachs niedere Temperatur das Ergrünen der neugebildeten Chloroplaste, und nach Wiesner ergrünen auch am Lichte etiolierte Keimlinge bei einer Temperatur unterhalb 4° C. nicht mehr. Hingegen ist nach Elfving das Etiolement

bei niederer Temperatur viel lebhafter als bei höherer. Nach LUBIMENKO entspricht das Chlorophyllminimum dem ungeschwächten Tageslicht, und es erfolgt rasche Zunahme bei Abblendung desselben, bis ein Maximum erreicht wird, das bei weiterer Abnahme der Lichtintensität sich wieder vermindert. Je höher die Temperatur, einer um so geringeren Lichtintensität entspricht das Pigmentmaximum.

Daß überhaupt der physiologische Zustand der Zelle auf die Chlorophyllbildung Einfluß hat, hat GERASSIMOW gezeigt. Nach diesem Autor haben *Spirogyra*-Zellen, deren Kernmasse experimentell verdoppelt ist, schwächer gefärbte Chlorophyllbänder, die Bänder kernloser Zellen bekommen — offenbar eine Degenerationserscheinung — schmutzige Färbung. In kernlosen Kammern, die also noch mit kernhaltigen Zellen in direkter Verbindung stehen, findet lebhafteres Ergrünen statt. Die auffallende Abnahme der Grünfärbung in zweikernigen Zellen ist nach GERASSIMOW nur indirekt zustande gekommen, indem bei der kolossalen Vergrößerung der Zellen durch Wachstum, die diese Zellen erfahren, die Chlorophyllbänder eine zu starke Dehnung und Verlängerung erfahren, ohne daß gleichermaßen zunächst Substanzzunahme erfolgte. Ich betone diese Verhältnisse, weil unter dem Einfluß erhöhter Temperatur bei dieser Alge ganz ähnliches beobachtet wird.

Die Verminderung des Chlorophyllgehaltes in meinen Experimenten ist physiologisch gut verständlich, wenn es sich hier auch vielleicht nur um eine Zersetzungserscheinung, der der Neuaufbau nicht voll genügen kann, handelt. Denn bei hoher Temperatur vollziehen sich vielleicht die chemischen Prozesse, die zu ihrem Ablauf des Chlorophylls als Katalysator bedürfen, ohnedies rascher, so daß auch mit weniger Chlorophyll genügend assimiliert werden kann.

Was nun die Verkleinerung der Chloroplasten betrifft, so erfolgt sie, wie schon bemerkt, bei der Bildung neuer Zellen, welche mit Teilungen der Chlorophyllkörner einhergeht, offenbar durch Verminderung der Teilungs- bzw. Maximalgröße. Bei alten Blättern, die als solche erst veränderter Temperatur ausgesetzt werden, findet jedoch ebenfalls — besonders bei maximalen Temperaturen — Verkleinerung statt, die offenbar durch direkte Substanz(Wasser?)abgabe und dadurch Kompakterwerden der Struktur bedingt ist. Es kann also auch eine unmittelbare Regulation im Sinne der Einstellung eines neuen endocellulären Gleichgewichtes erfolgen[1]).

[1]) Da wir wissen, daß »das Chlorophyllkorn der höheren grünen Pflanzen aus zwei Phasen besteht, einer leicht quellbaren Hydroidphase und einem grüngefärbten Anteil von Lipoidcharakter« (LIEBALDT), so ist der volumvermindernde Einfluß höherer Temperatur auch physikalisch als Entquellung der Kolloidphase gut verständlich.

Ganz dasselbe habe ich auch allgemein an Kernen von Zellen des Dauergewebes gefunden (vgl. die nachfolgende Arbeit). Es findet z. B. in erwachsenen *Elodea*-Blättern bei höherer Temperatur direkte, unmittelbare Kernverkleinerung, die mit Dichterwerden der Struktur verbunden ist, schon in deutlichem Grade innerhalb einiger Stunden statt, um nach 1 Tage sehr bedeutend zu werden.

4. Experimente an *Spirogyra* (*nitida?*).

Diese Algen sind typische Bewohner kühler Gewässer und demgemäß sind sie bei höheren Temperaturen nur kurze Zeit zu kultivieren[1]). Es ist auffallend, daß an Algen, soweit mir bekannt, noch so gut wie gar keine Experimente über den morphologischen Einfluß verschiedener Temperaturen gemacht wurden (vgl. Oltmanns). Die von mir beobachteten Erscheinungen sind jedoch diesbezüglich so interessant, daß ich die Absicht habe, den Temperatureinfluß auf diese Organismen zum Gegenstand genauerer Studien zu machen. Hier teile ich nur der Vollständigkeit halber über den Einfluß höherer Temperatur auf die Chromatophoren von *Spirogyra* mit.

Die bei niederen Temperaturen kultivierte Alge zeigt vier steil gewundene Chlorophyllbänder (Fig. 4). Überträgt man sie in langsamer Temperatursteigerung im Thermostaten in 30° C., so zeigt sich nach einer Kulturdauer[2]) von einigen Tagen eine auffallende Verschiedenheit der Ausbildung der Chlorophyllbänder und der Größe der Zellen zwischen den einzelnen Fäden (Taf. VII, Fig. 5, 6). Als extreme Fälle sind jedenfalls die Fäden zu betrachten, in denen die Chromatophoren annähernd parallel angeordnet sind. Die Genese dieser Verhältnisse ist folgendermaßen zu denken.

Bei Erhöhung der Temperatur finden zunächst rasch aufeinander folgende Zellteilungen statt, durch die zunächst Fäden entstehen, die sich aus sehr kurzen Zellen zusammensetzen und deren Chlorophyllbänder etwas weniger steil gewunden sind als normal (Taf. VII, Fig. 6, erster Faden von links). Es findet hierauf entsprechend der hohen Temperatur, die besonders die Bildung stark osmotisch wirksamer Stoffe auf Kosten der gequollenen Plasmacolloide[3]) durch Dissimilation befördert, ein starkes Längenwachstum der Zellen statt, mit dem das Chromatophorenwachstum nicht Schritt halten kann, so daß die Windungen der Chlorophyllbänder viel steiler und lockerer werden (Taf. VII, Fig. 5, erster und

[1]) Das caryokinetische Optimum der Temperatur liegt für *Spirogyra* nach Wildeman bei 12° C.

[2]) Es handelt sich um Reinkultur einer Art, so daß Irrtum ausgeschlossen ist.

[3]) Bezüglich des Einflusses der Temperatur in ähnlichem Sinne auf die Meristemzellen vgl. meine letzte Arbeit im Archiv f. Zellforschung, dieser Bd. S. 177 ff.

zweiter Faden von links und Fig. 6, erster Faden von rechts). Bevor nun die Chlorophyllbänder durch Vermehrung ihrer plasmatischen Substanz so stark an Länge zugenommen haben, daß ihre Windungen wie normal verlaufen können, findet erneute Zellteilung statt (Taf. VII, Fig. 5, zweiter Faden von links, Mitte), wodurch zwei Zellen mit entsprechend der Mutterzelle steil und wenig gewunden verlaufenden Chromatophoren entstehen. Diese wachsen nun wieder so schnell in die Länge, wobei die Chlorophyllbänder an Wachstum zurückbleiben, so daß Zellen mit fast gar nicht mehr gewundenen Bändern entstehen, deren Chromatophoren trotz Längenstellung und Dehnung noch zu kurz sind, um die Enden der Zelle zu erreichen (Taf. VII, Fig. 6, zweiter Faden von links). Diese Zellen sind meist schon deutlich kürzer als die bei niederer Temperatur und bei erneuter Teilung, und nach darauffolgendem Wachstum entstehen eventuell Zellen, die noch kürzer bleiben und deren Chromatophoren noch kürzer und ganz der Länge nach orientiert sind. Offenbar wird durch die wiederholte Zellteilung und das rasche Streckungswachstum bei hoher Temperatur das Protoplasma so stark verbraucht, daß schließlich das Längenwachstum neugebildeter Tochterzellen früher eine Sistierung erfährt als bei niederer Temperatur. Durch die hohe Temperatur findet offenbar eine Störung und Verschiebung des gegenseitigen Gleichgewichtes physiologischer Stoffwechselprozesse statt, insofern zwischen Wachstum, das durch Bildung stark wasseranziehender Stoffwechselprodukte der regressiven Plasmametamorphose stark beschleunigt wird, und der Plasma- bzw. Chromatophorenneubildung, also Aufbau lebender Substanz ein Mißverhältnis besteht, das dann zu den morphologischen Differenzen führt. Entsprechend dem schnellen Streckungswachstum ist auch die Dicke der Fäden in der Wärme geringer und auch die Zellwand ist dünner und zarter, was sich in der leichteren Knickungsmöglichkeit der Fäden äußert. Der Zerfall der Fäden in kürzere Stücke dürfte ebenfalls durch Veränderungen im Turgordruck bei höheren Temperaturen seine Erklärung finden (vgl. Benecke, Jahrb. wiss. Bot. 27). Interessant ist, daß Famintzin den Einfluß der Dunkelheit auf *Spirogyra* ähnlich findet. »In der Dunkelheit erweisen sich die Chlorophyllbänder schmäler, sie haben das geschlängelte Kontur verloren und einen glatten, nur schwach welligen Rand bekommen. Ihre Enden erreichen bei weitem nicht die Querscheidewände der Zellen, obgleich in vielen Zellen sich die Chlorophyllbänder in eine gerade Linie ausgezogen erweisen.« Die Ursache ist hier allerdings eine andere, denn es handelt sich hier um aktive Kontraktion der Chromatophoren im Sinne eines Reizeffektes.

Was das feinere Verhalten der Chlorophyllbänder betrifft, so ist folgendes zu bemerken. Bei niederen Temperaturen (Taf. VII, Fig. 7), wo die Gestalt der Algen die typische ist, sind sie breit, mit lappigen Auswüchsen und auf fixierten Präparaten mit deutlichen Granulationen. An Wärmezellen (Taf. VII, Fig. 8), wo sie fast parallel der Längswand angeordnet sind, sind sie viel schmäler, ihr Rand ist gerade, außerdem sind sie dünner und in fixiertem Zustande ziemlich homogen. Diese extremen Unterschiede sind jedenfalls auf die entsprechend dem starken Zellwachstum erfolgende Streckung ohne entsprechende Substanzvermehrung zurückzuführen. Das Verschwinden der gelappten Randkontur ist jedoch teilweise jedenfalls auf aktive Kontraktion zurückzuführen, da sie auch in Wärmezellen, die noch kurz sind und gewundene Chromatophoren enthalten, nur schwach ausgebildet sind (Taf. VII, Fig. 6, erster Faden von links). Aktive Kontraktion in der Längsdimension findet man nach kurzer Zeit auch bei Übertragen in sehr hohe Temperaturen (40°), wobei Zurückziehung der Bänder von der Querwand erfolgt; nach DE VRIES (zit. nach SENN) läßt sich eine derartige Kontraktion auch bei niederen Temperaturen als Reizwirkung beobachten.

a. *b.*

Textfig. 10.

Spirogyra spec. Pyrenoide. a) Kultur bei 0°—5° C., b) Kultur bei 30° C
Vergr. 2000 fach.

Was die Zahl der Bänder betrifft, so ist sie in der Kälte durchwegs vier, in der Wärme meist ebenfalls, jedoch auch oft auf fünf vermehrt, was auf Störungen bei der Zellteilung hindeutet[1]). Die Breite der Bänder

[1]) Während bei niederer Temperatur der Habitus der Fäden untereinander fast identisch ist (Taf. VII, Fig. 4), ist in hoher Temperatur die individuelle Variation der Fäden sehr groß (Fig. 5, 6), was eben auf die verschiedene Schnelligkeit mit der die einzelnen Fäden auf die geänderte Temperatur reagieren, zurückzuführen ist. Hohe Temperatur bringt also individuelle physiologische Unterschiede zur Manifestation, die auch bei niederer Temperatur vorhanden, sich nur wegen der geringen Entwicklungsgeschwindigkeit nicht hinreichend summieren und so deutlich werden, während bei hoher Temperatur alsbald Verstärkung durch Summation und so morphologische Verschiedenheit auftritt. (Vgl. diesbezüglich PETER, der ebendasselbe für tierische Entwicklung findet.)

an fixiertem Material gemessen beträgt für die Kältekultur 7—8 μ, für die Wärmekultur 5—6 μ.

Bezüglich der Pyrenoide ist durch A. Meyer und Schmitz beobachtet worden, daß sie einen Substanzverlust in der Dunkelheit erleiden, was offenbar mit dem Aussetzen ihrer Funktion der Stärkebildung im Zusammenhange steht.

Bei hoher Temperatur sind sie kleiner als bei niedriger (Textfig. 10), was mit der Verkleinerung der Chromatophorenmasse zusammenhängt, so daß man auch von einer Pyrenoid-Chromatophorenrelation sprechen könnte. Ihre Zahl pro Chromatophorenband ist in der Kälte 14—17, in der Wärme bei Zellen mit fast parallelen »Bändern« nur 7—8, so daß in ersterem Falle die Gesamtzahl pro Zelle 56—68, im zweiten (in der Wärme) nur 28—32 beträgt (für eine Bänderzahl von vier). Obwohl also sowohl Größe als Zahl der Pyrenoide pro Zelle und Chromatophor in der Wärme vermindert ist, so sind sie doch relativ zahlreicher pro Chromatophor in der Wärme. Denn hier ist ihr mittlerer Abstand 11—17 μ, in der Kältekultur jedoch 20—35 μ, demnach arbeitet, assimiliert die Zelle in der Wärme mit weniger Pyrenoid und auch Chromatophorenmasse.

Zusammenfassung.

1. Die Größe pflanzlicher Chloroplaste ist durch die Temperatur experimentell beeinflußbar und damit an einem neuen Zellbestandteil der großen Klasse der Plastiden gezeigt, daß seine Größe sich zu den andern Zellteilen und der Gesamtzelle nach Art eines physiologischen Gleichgewichtszustandes unter veränderten Bedingungen einstellt, wobei besonders die relative Oberfläche aller Organoide, d. h. das Verhältnis von Oberfläche zu Volumen, das für alle physiologischen Prozesse von größter Bedeutung ist, eine Anpassung erfährt.

2. Bei hoher Entwicklungstemperatur der die Chloroplaste enthaltenden Zellen findet man im neugebildeten Gewebe offenbar durch Verminderung der Teilungsgröße bzw. durch Herabsetzung des physiologischen Größenmaximums, bis zu dem Wachstum ohne Teilung stattfinden kann, kleinere Chlorophyllkörner als bei niederer Temperatur. Und zwar findet man, wenn man mehrere Temperaturstufen untersucht, bei Temperaturerhöhung innerhalb der unteren Temperaturgrade und bei den höchsten Temperaturen geringere Verkleinerung pro Grad, als bei den mittleren. Q_{10} ist also für die temperaturbedingte Größenvariation verschieden bei verschiedenen Temperaturen.

Die Zahl der Chlorophyllkörner scheint etwas vermehrt zu sein,

so daß also das gleiche Gesamtvolum nur auf eine größere Anzahl verteilt wäre.

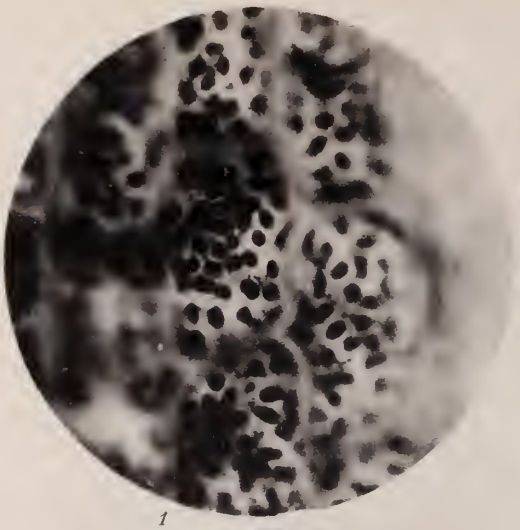
3. In ausgewachsenen Organen (Blätter von *Elodea*) findet bei Temperaturerhöhung besonders nahe dem Maximum eine starke Verminderung der Chlorophyllkörnergröße, weniger durch Teilung als durch direkte Substanz(Wasser?)abgabe, innerhalb kurzer Zeit (24 Stunden) statt, wobei die Struktur der Körner kompakter und dichter wird. Diese Erscheinung ist der ganz ähnlich, die man auch an ruhenden Kernen bei Temperaturerhöhung beobachtet. Derartige Vorgänge sind als direkte Regulation eines physiologischen Gleichgewichtes entsprechend den veränderten Umgebungsbedingungen aufzufassen.

4. Die Chlorophyllbänder von *Spirogyra* (*nitida?*) verhalten sich in Gestalt, Anordnung, Größe und Struktur ebenfalls bei verschiedener Entwicklungstemperatur verschieden. Sie sind bei hoher Temperatur fast parallel der Längswand angeordnet, schmäler und mit gerader Randkontur, was auf das starke Längenwachstum der Zellen, die die nicht gleichermaßen wachsenden Bänder in die Länge ziehen, teilweise bedingt ist. Diese Entwicklungsanomalie läßt sich als Störung des Gleichgewichtes zwischen Assimilation, als Aufbau, und Dissimilation, als Abbau lebender Substanz auffassen.

Die Größe der Pyrenoide, sowohl als ihre Zahl pro Chromatophor und Zelle ist in der Wärme bedeutend vermindert. Genaueres ist im Text nachzulesen.

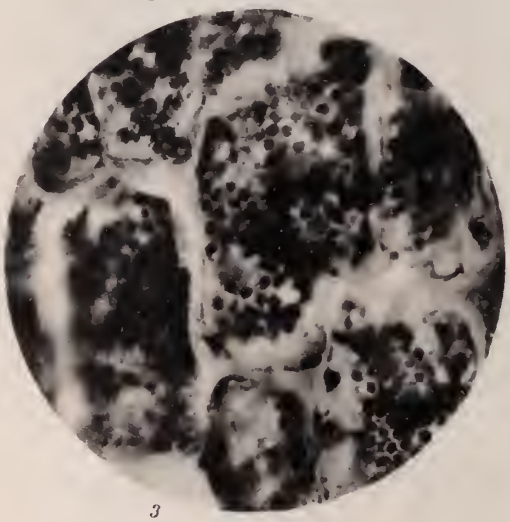
5. Die Chlorophyllmenge erscheint makro- und mikroskopisch bei erhöhter Temperatur vermindert sowohl im neugebildeten Gewebe als in alten Zellen, deren Chlorophyllkörner (*Elodea*) stellenweise fast vollkommen ausblassen.

Graz, Zoologisches Institut, Februar 1917.



1

2

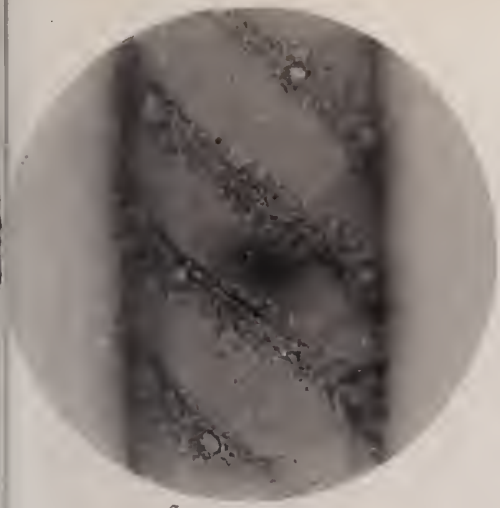


3

4

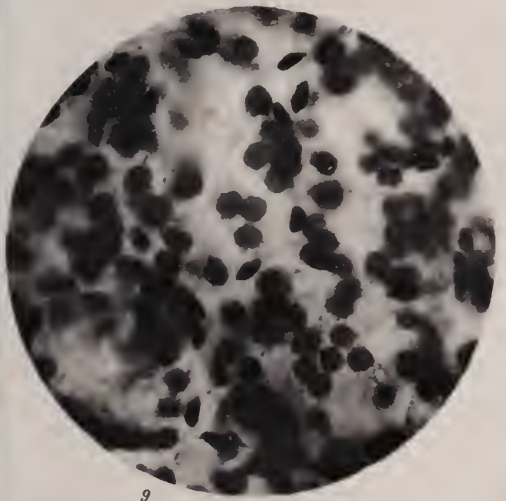
5

6

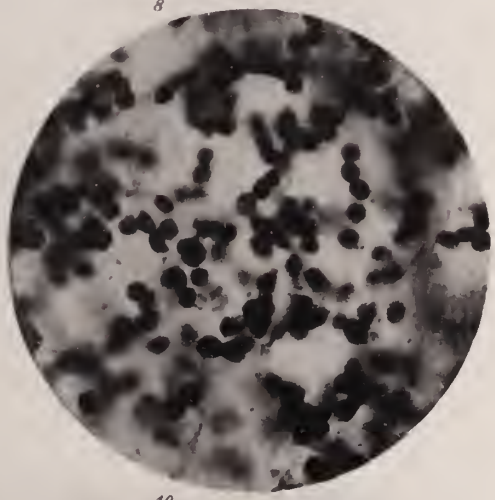


7

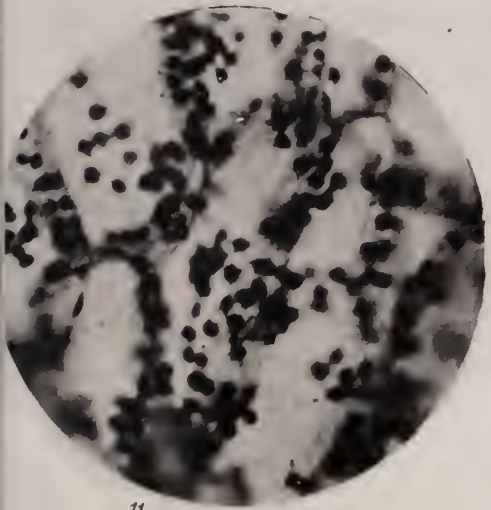
8



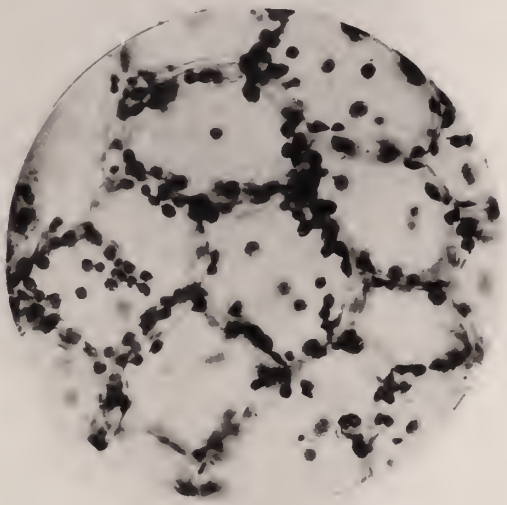
9



10



11



12

helmann, Leipzig

Lichtdruck v C G Roder, G m. b H, Leipzig.

Tafelerklärung.

Taf. VII.

Fig. 1. *Elodea*, Epidermis von der Fläche, junges Blatt, Kultur bei 0° bis 2° C. Fix.: konz. Sublimat-Pikrinsäure, Alkohol, gefärbt: Säurefuchsin. Vergr. 680 fach.

Fig. 2. Wie oben, Kultur bei 30° C.

Fig. 3. *Elodea*, Epidermis von der Fläche, altes Blatt, das als solches erst der höheren Temperatur (43° C.) 3 Tage ausgesetzt wurde. Sonst wie oben. Die Größe der Chlorophyllkörner ist in der Kältekultur so wie in Fig. 1.

Fig. 4. *Spirogyra* (*nitida?*). Kultur bei 0°—2° C., fixiert in Chromessigsäure, gefärbt: Alaunkarmin. Vergr. 60 fach.

Fig. 5 und 6. Wie oben, Kultur bei 30° C. Verschiedene Stadien des Temperatureinflusses nach einer Kulturdauer von 6 Tagen.

Fig. 7. *Spirogyra*. Chromatophoren stärker vergrößert (680 fach). Kultur bei 0°—2° C.

Fig. 8. Wie oben. Kultur bei 30° C.

Fig. 9. *Lemna*, Epidermiszellen von der Fläche. Kultur bei 0°—2° C. Totalpräparat fixiert in Sublimat-Pikrinsäure, Alkohol, gefärbt: S-Fuchsin. Vergr. 680 fach.

Fig. 10. Wie oben. Kultur in 30° C.

Fig. 11. *Riccia*. Epidermiszellen von der Fläche. Kultur bei 0°—2° C., sonst wie bei *Lemna*. Vergr. 680fach.

Fig. 12. Wie oben. Kultur bei 30° C.

Literaturverzeichnis.

1. Artari, A. Zur Frage über den Einfluß der Mitte auf die Form und die Entwicklung der Algen. Moskau 1903. (Zit. n. Gerassimow.)
2. Borowikov, G. A. Über die Ursachen des Wachstums der Pflanzen. I, II. Biochem. Zeitschr. XLVIII, L. 1913.
3. —— Über die Ursachen des Wachstums der Pflanzen. Koll.-Zeitschr. XV. 1914.
4. Buchheim, A. Über den Einfluß des Außenmediums auf den Turgordruck einiger Algen. Ber. d. bot. Ges. XXXII. 1914.
5. Chmielewski, W. F. Zur Morphologie und Physiologie der Pyrenoide. (Zit. n. Gerassimow.)
6. Elfving. Arbeiten d. bot. Inst. Würzburg. II. 1880.
7. Famintzin, A. S. Die Wirkung des Lichtes auf die Algen und einige andere denselben nahestehende Organismen. Diss. Petersburg 1866, russisch. (Zit. n. Gerassimow.)
8. Gerassimow, J. Über den Einfluß des Kernes auf das Wachstum der Zelle. Bull. soc. imp. Moscau. 1891.
9. —— Über die kernlosen Zellen bei einigen Konjugaten. Ebd. 1892.
10. —— Über ein Verfahren, kernlose Zellen zu erhalten. Ebd. 1896.
11. —— Über die Copulation der zweikernigen Zellen bei *Spirogyra*. Ebd. 1897.
12. —— Die Abhängigkeit der Größe der Zellen von der Menge ihrer Kernmasse. Zeitschr. f. allg. Physiol. I. 1902.
13. —— Zur Physiologie der Zelle. Bull. soc. imp. Moscau. 1904.

14. Hartmann, O. Über das Verhältnis von Zellkern und Zellplasma bei Ceratium und seine Bedeutung für Variation und Periodizität. Arch. f. Zellf. XIV. 1916.
15. —— Über den Einfluß der Temperatur auf die Zellbeschaffenheit im Zusammenhang mit Funktion, Wachstum und Differenzierung der Organe. Experimente an Amphibien. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 44, Heft 1. 1918.
16. —— Über den Einfluß der Temperatur auf Plasma, Kern und Nucleolus und cytologische Gleichgewichtszustände (zellphysiolog. Experimente an Pflanzen) Arch. f. Zellf. XV.
17. Kraus, Gr. Einige Betrachtungen über den Einfluß des Lichtes und der Wärme auf die Stärkeerzeugung im Chlorophyll. Jahrb. f. wiss. Bot. VII. 1869/70.
18. Küster, E. Aufgaben und Ergebnisse der entwicklungsmechanischen Pflanzenanatomie. Progr. rei bot. II. 1908.
19. Liebaldt, E. Zeitschr. f. Botanik. V. 1913.
20. Lubimenko, W. Product. de la substance sèche et de la chlorophyll chez la végétaux supérieurs aux différents intensités lumineuses. Ann. sc. nat. Bot. Sér. 9. Vol. VII. 1908.
21. Meyer, A. Über die Kristalloide der Protoplasten und über die Chromoplasten der Angiospermen. Bot. Zeitung 1883.
22. Němec, B. Das Problem der Befruchtungsvorgänge und andere cytologische Fragen. Berlin 1910.
23. Oltmanns, Fr. Morphologie und Biologie der Algen. Jena 1904. 2 Bde.
24. Peter, K. Untersuchungen über die individuelle Variation in der tierischen Entwicklung. Sitzungsber. preuß. Akad. Berlin. 1905.
25. —— Experimentelle Untersuchungen über individuelle Variation in der tierischen Entwicklung. Arch. f. Entwicklungsmech. XXVII. 1909.
26. Ponomarew, A. P. Zur Kenntnis des Chloroplastenbaues. Ber. d. bot. Ges. XXXII. 1914.
27. Sachs. Flora 1864.
28. Schmitz, F. Beiträge zur Kenntnis der Chromatophoren. Jahrb. f. wiss. Bot. XV. 1884.
29. Senn, G. Die Gestalt- und Lageveränderungen der Pflanzenchromatophoren. Leipzig 1908.
30. Wiesner, J. Die Entstehung des Chlorophylls. 1877.
31. Wildeman. Recherches au sujet de l'influence de la temp. sur la marche, la durée et la fréquence de la Caryocinèse du régne végétable. Ann. soc. Belg. de microscop. XV. 1891.
32. Winkler, H. Über die experimentelle Erzeugung von Pflanzen mit abweichenden Chromosomenzahlen. Zeitschr. f. Botanik. VIII. 1916.
33. Wisselingh. Über mehrkernige Spirogyrazellen. Flora. LXXXVII. 1900.

Über den Einfluß der Temperatur auf Plasma, Kern und Nucleolus und cytologische Gleichgewichtszustände.

(Zellphysiologische Experimente an Pflanzen.)

Von

Otto Hartmann (Graz).

Mit Tafel VIII—XII, 4 Textfiguren, zahlreichen Tabellen und 5 Kurven.

Inhaltsübersicht.

Seite

I. Einleitung und Problemstellung 178

II. Material und Methodik 182

III. Temperatureinfluß auf die allgemeinen Wachstums- und Differenzierungserscheinungen 185

A. Allgemeiner Einfluß auf das Wachstum 185

B. Einfluß der Temperatur auf die Länge der meristematischen Zone und allgemeine Differenzierung und Wachstum der Zellen 186

C. Einfluß der Temperatur auf die Vacuolisation und den Plasmagehalt der Zellen 192

1. Permeabilität und Temperatur 193

2. Ursachen des Plasmaschwundes, die im Zellstoffwechsel selbst und in der veränderten physikochemischen Plasmabeschaffenheit gelegen sind 194

IV. Einfluß der Temperatur auf die Zell-, Kern- und Nucleolusgröße und die Kernplasmarelation (Kernzellrelation) 200

V. Allgemeines über cytologische Gleichgewichte und deren Verhalten bei Temperaturänderung. Optimumkurven und Temperaturkoeffizienten 218

VI. Einfluß der Temperatur auf die feinere cytologische Differenzierung und Struktur der Zellen. Chromosomengrößen 225

VII. Einfluß des Temperaturwechsels auf ruhende Kerne des Dauergewebes. Experimente an *Allium cepa* und *Elodea canadensis* 230

VIII. Zusammenfassung der allgemeinsten und wichtigsten Resultate . . . 237

Tafelerklärung 241

Literaturverzeichnis 244

I. Einleitung und Problemstellung.

Es kann als ziemlich allgemeingültiges Gesetz der experimentellen Cytologie speziell im Tierreich betrachtet werden, daß die Größe sowohl der isoliert lebenden Protozoenzelle als der im Gewebeverbande befindlichen Metazoenzelle durch Veränderung der Temperatur weitgehend beeinflußbar ist, derart, daß sie im allgemeinen bei höherer Entwicklungstemperatur geringer ist als bei tieferer. Als ebenso allgemein darf die Erfahrung angesehen werden, daß die Kernplasmarelation, bezüglicherweise die relative Kerngröße mit Temperaturerhöhung abnimmt. Es sind jedoch Beobachtungen aus der Literatur bekannt, die darauf hinweisen, daß die Kernplasmarelation nicht restlos eine einsinnige Temperaturfunktion ist, sondern daß bei sehr hohen Temperaturen eine sekundäre Vergrößerung der relativen Kerngröße stattfindet. Dieser Fall wurde von Rautmann bei *Paramaecium caudatum* oberhalb einer Temperatur von 20° gefunden. Damit ist gleichzeitig ein bedeutsamer Parallelismus mit dem Einfluß der Temperatur auf den Geschwindigkeitsablauf physiologischer Prozesse, sei es nun Wachstum, Assimilation oder Enzymreaktion gegeben, denn schon lange war es insbesondere durch Untersuchungen auf botanischem Gebiete bekannt, daß oberhalb bestimmter »optimaler« Temperaturen eine Verlangsamung z. B. von Keimung, Wachstum usw. erfolgt. Da auch hinsichtlich der Variation anderer äußerer Faktoren ähnliche »Optimumkurven« beobachtet werden, war Sachs berechtigt, den Ablauf wahrscheinlich aller biologischer Prozesse komplexer Natur hinsichtlich der Variation äußerer Faktoren als in einer Optimumkurve darstellbar zu erklären. Allerdings sind wir neuerdings auf Grund andrer Meß- und Betrachtungsweisen zu einer prinzipiell andern physiologischen Auffassung derartiger eingipfliger Kurven gelangt; das soll jedoch erst später zur Sprache gelangen. Vorläufig genügt es, daß mit der üblichen Methodik sehr allgemein Optimumkurven bei physiologischen Prozessen gefunden werden, und daß die cytologischen Ergebnisse Rautmanns derartiges auch für die temperaturvariable Kernplasmarelation nahelegen.

Ein gewisser Unterschied prinzipieller Natur besteht allerdings zwischen beiden Variationsreihen, die einen, z. B. Wachstum und andre physiologische Prozesse, sind Geschehnisse kontinuierlichen Ablaufes, bei denen also die Geschwindigkeit die Temperaturvariable darstellt. Hier besteht unmittelbarer Parallelismus zur van 't Hoffschen Regel der Abhängigkeit der chemischen Reaktionsgeschwindigkeit von der Temperatur. Ganz anders bei der Kernplasmarelation und überhaupt cyto-

logischen Gleichgewichten, hier werden Raumgrößen oder überhaupt Dimensionen verglichen und als Temperaturvariable aufgefaßt und es besteht demnach keine unmittelbare Parallele zum VAN 'T HOFFschen Gesetz. Hier handelt es sich nicht um Geschwindigkeiten, mit denen ein Gleichgewicht erreicht wird, sondern es werden selbst Gleichgewichtszustände verglichen — denn eine für bestimmte Temperatur typische Kernplasmarelation, Zellgröße usw. stellt doch im schönsten Sinne ein Gleichgewicht in physiologischem Sinne dar, — wobei eben das Temperaturvariable dieser Gleichgewichtszustand selbst ist. Demnach ist es selbstverständlich, daß hier keine Parallele, ja ein Gegensatz zu den im früheren betrachteten Erscheinungen besteht. Handelt es sich dort um einseitig ablaufende Gesehehnisse, so hier um den Zustand stationären Gleichgewichtes mehrerer, in verschiedener Richtung ablaufender Prozesse, deren jeder, sei er chemisch, physikaliseh oder physiko-chemisch, seinen bestimmten Temperaturkoeffizienten hat. Da diese Einzelprozesse, die das stationäre Gleichgewicht bei gegebener Temperatur konstituieren, verschiedene Wärmetönung und Temperaturabhängigkeit zeigen, so muß mit einer Temperaturveränderung auch eine Veränderung des Gleichgewichtes selbst resultieren. Diese Gleichgewichtsverschiebung, die wir in der Cytologie in dimensionalen Verhältnissen ausdrücken, ist also eine Temperaturvariable komplexer Natur, insofern sie aus temperaturvariablen Prozessen, d. h. Geschehnissen, als Resultante gegenseitigen Ausgleiches und Gleichgewichtes entsteht, wobei natürlich jeder dieser Einzelprozesse und Konstituenten des Gleichgewichtes selbst komplexer Natur sein kann. Die Temperaturvariation cytologischer Gleichgewichte ist also zweiter Ordnung und prinzipiell anders, nämlich als Gleichgewichtsverschiebung aufzufassen, als die Temperaturvariation irgendwelcher physiologischer Funktionen, die ihrerseits erst als Summationseffekte Gleichgewichte konstituieren.

Das hier nur zur einleitenden Orientierung und prinzipiellen Klarstellung. Die Untersuchung der temperaturvariablen cytologischen Gleichgewichte, deren Wesen eben dargelegt wurde, war nun als Aufgabe gegeben. Denn nur dann können wir Näheres über die Natur dieser Zustände selbst aussagen bzw. über die bei deren Veränderung besonders in Betracht kommenden physiologischen Einzelprozesse, wenn wir das genauere Verhalten dieser Zustände bei möglichst zahlreichen und verschiedenen Temperaturen kennen. Es genügt nicht, wie bisher nur zwei oder drei Temperaturen experimentell zu bearbeiten, sondern auf Grund zahlreicher Stufen muß der geometrische Ort aller Gleichgewichte und Zustände in Form einer Kurve niedergelegt werden. Besonders galt es, das

Augenmerk auf das Verhalten bei den höchstmöglichen Temperaturen zuzuwenden, ob hier nicht ein inverses Verhalten der Kurve nach Art einer Optimumkurve zu beobachten ist. Diese zwei Fragen wurden an Wurzelspitzen und Keimspitzen zu lösen versucht, da nur botanische Objekte, die bequeme und von allen Fehlerquellen der tierischen Kultur freie Verwendung eines ausgedehnten Temperaturintervalls gestatten; dafür treten allerdings andre unliebsame Erscheinungen gerade bei Pflanzen auf, die eine Messung erschweren und später noch besprochen werden sollen. Im Zusammenhang damit habe ich genauer die Differenzierung und Ausbildung der Wachstumszone der Wurzeln untersucht, wobei die in höherer Temperatur auftretende starke und frühzeitige Zellvacuolisierung eine eingehende Besprechung erfordern wird, da sie grundlegend für das Verständnis des Verhaltens pflanzlicher Zellen bei Temperaturveränderung ist. Außerdem wurde das feinere cytologische Verhalten der Plasma- und Kernstrukturen untersucht, wobei sich zeigte, daß z. B. der feinere Plasmabau bei verschiedenen und entgegengesetzten Temperaturen, sowie bei mittlerer Temperatur typische und ziemlich beträchtliche Unterschiede aufweist. Es zeigt sich, daß als besonders wesentlich und allgemein charakteristisch angesehene Plasmadifferenzierungen in ihrem Auftreten temperaturbedingt, also von äußeren Faktoren in ihrer spezifischen Ausbildung und Auftreten abhängig sind.

Endlich wurde Genaueres über die Umregulierbarkeit der Kerngröße bei Temperaturveränderung zu erfahren gesucht. Bisher hat man bekanntlich vorwiegend sich bei verschiedener Temperatur entwickelnde Organismen (Proto- und Metazoen) auf ihre Kern- und Zellgröße untersucht. Es ist klar, daß hier eine Umregulierung der Kernplasmarelation nur gelegentlich der Zell- und Kernteilung, also cytologischer Differenzierungsprozesse, erfolgte. Demnach stellt sich die der Temperatur entsprechende Zell- und Kerngröße erst im Laufe einer Anzahl Teilungen ein. So z. B. bei der Furchung der Seeigeleier, wo nach Erdmann die für die betreffende Temperatur typische Zell- und Kerngröße erst im Laufe der Entwicklung erreicht wird. Das ist für die Zellgröße selbstverständlich, denn eine der höheren Temperatur entsprechende Zellverkleinerung kann ja nur durch weitgehende Aufteilung, also Weiterentwicklung des gegebenen Eimaterials stattfinden. Nicht so einfach liegt die Sache beim Kern, bzw. Kernplasmarelation, auch hier findet nämlich erst im Laufe der Entwicklung die Herausbildung der temperaturbedingten, charakteristischen Größenunterschiede statt. Kann sich auch hier eine langsamere bzw. schnellere absolute Verkleinerung des Kernes erst mit der Zeit einstellen, so ist doch nicht ohne weiteres ersichtlich, warum nicht auch unabhängig von der

Zell- bzw. Kernteilung eine direkte Einstellung der Kerngröße der Temperatur gemäß erfolgt, denn die Kerngröße hat weitaus mehr die Möglichkeit der Umregulierung als die Zellgröße, die in bestimmtem Verhältnis zur Zellenzahl steht.

Die Möglichkeit einer Umregulierung der Kerngröße bzw. Kernplasmarelation gemäß der Temperatur hat man speziell bei Protozoen zu untersuchen unternommen (Rautmann, Popoff) und gefunden, daß innerhalb zweier aufeinander folgender Zellteilungen sich die Kernplasmarelation an Temperaturunterschiede von 5° C. anzupassen vermag. Es kommt hier jedoch der Umstand in Rechnung, daß der Kern zwischen zwei Teilungen, wie wir durch Popoff wissen, komplizierte Volumveränderungen zeigt, sich also nicht im stationären Gleichgewicht befindet und demnach die Möglichkeit gegeben ist, daß bei verschiedener Temperatur durch verschiedene Beeinflussung jener autonomen Größenveränderung eine Regulation der Kernplasmarelation der Temperatur gemäß erfolgt.

Mit einem Wort: Man hat noch keine Erfahrungen darüber, wie sich der Kern hinsichtlich seiner Größe in vollkommen ruhenden Zellen, die sich im totalen stationären Gleichgewicht befinden, bei Temperaturveränderungen verhält. Ein ideales Objekt zu derartigen Untersuchungen ist pflanzliches Dauergewebe, wo Zell- und Kernteilungen überhaupt nicht mehr möglich sind und Kern und Zelle vollkommen im stationären gegenseitigen Gleichgewicht sich befinden. Zwiebelepidermen von *Allium cepa* erweisen sich dabei am geeignetsten, da hier jede Art von nennenswerter Funktion, etwa Assimilation usw., die das Bild stören könnte, wegfällt. Außerdem wurden junge und ausgewachsene *Elodea*-Blätter experimentell untersucht.

Folgende Probleme sind es, die wir untersuchen:

1. Genaueres Verhalten der Zell-, Kern- und Nucleolengröße sowie besonders der Kernplasma- bzw. Kernzellrelation bei einer größeren Anzahl von Temperaturen. Konstruktion und Bearbeitung der daraus sich ergebenden Kurven.

2. Verlaufen derartige cytologische Variationskurven dauernd einsinnig als Temperaturvariable oder verhalten sie sich bei extremen Temperaturen anders? Bestehen auch hier in gewissem Sinne Optimumkurven im Sinne von Sachs?

3. Allgemeine Beeinflussung der Meristemzellenausbildung und Differenzierung durch die Temperatur mit besonderer Berücksichtigung der zunehmenden Vacuolisation und des Plasmaschwundes bei hohen Temperaturen. Die Länge der meristematischen Zone als Temperaturvariable.

4. Welche Beziehungen bestehen zwischen den Optimumkurven physiologischer Vorgänge (Geschwindigkeitskurven) bzw. von Wachstum und Keimung zu den Kurven, die die Temperaturvariation cytologischer Gleichgewichte darstellen? Wie lassen sich cytologische Gleichgewichtsverschiebungen durch die Temperatur im einzelnen erklären? Der Wert von Temperaturkoeffizienten (Q_{10}) für das Verständnis des cytologischen Temperatureinflusses.

5. Kann eine Umregulierung der Kernplasmarelation bzw. der Kerngröße in vollkommen ruhenden, im endocellularen Gleichgewicht befindenden, nicht besonders funktionierenden Zellen, also im Dauergewebe, bei Temperaturveränderung stattfinden, in welchem Ausmaße und wie schnell?

Die Fragen 1—4 werden an Wurzeln und Keimspitzen von *Zea mays*, *Phaseolus multiflorus*, *Pisum sativum* und *Helianthus annuus* untersucht.

II. Material und Methodik.

Die Kultur der Keime erfolgte auf feuchten, geruchlosen, alten Sägespänen. Die Wurzeln gelangten bei einer Länge von 2—4 cm, die in mittlerer Temperatur nach einigen Tagen erreicht wird, zur Verwendung. Von jeder Pflanzenart wurden natürlich nur gleichlange und auch sonst gleich gut entwickelte Wurzeln untersucht, durchschnittlich etwa zehn Stück pro Temperatur. Diese Zahl erwies sich als genügend, da ich entgegen Sierp die individuelle Variation in cytologischer Hinsicht nur gering fand. Zu den Messungen wurden 10 μ dicke Schnitte von Material, das mit 5% Formol fixiert worden war, nach Färbung mit Saffranin-Lichtgrün untersucht. Die Formolfixierung erweist sich besonders zum Studium der Vacuolisationsverhältnisse sowie zur Feststellung der in der Zelle enthaltenen Plasmamasse als vorteilhaft, da z. B. in Zellen mit großer centraler Vacuole nur der wandständige Plasmabelag homogen fixiert wird, die Colloide des Zellsaftraumes jedoch nicht, so daß also der Plasmabestand der Zelle allein ziemlich genau abgeschätzt werden kann, was bei Flemming-Fixierung oder Sublimat, die auch im Zellsaft Niederschläge bedingen bzw. auch das Plasma granulär fixieren, nicht so leicht möglich ist.

Für die Untersuchung feinster plasmatischer oder nucleärer Verhältnisse wurden in Flemmingschem Gemisch oder Sublimateisessig fixierte und mit Eisenhämatoxylin-Bordeaux R., Flemmingscher Dreifachfärbung, nach Zimmermann (Jodgrün-Fuchsin) oder Ehrlich-Biondi gefärbte, 5 μ dicke Schnittpräparate verwendet.

Als bildliche Belege verwende ich vor allem Mikrophotographien, auf deren Herstellung die größte Sorgfalt verwendet wurde, so daß sie bei geeigneter Reproduktion wirklich in vollkommenster und objektivster Weise die Verhältnisse darstellen dürften und demnach auch über jeweils andre Verhältnisse als gerade zur Besprechung gelangen, Aufschluß geben. Dies gilt nicht nur für die schwächeren Vergrößerungen, sondern auch für die stärksten. Auch hier geben gute Mikrophotographien den Gesamteindruck in unübertrefflicher Weise wieder.

Was die Messung der Zellen und Kerne betrifft, so habe ich folgendes zu bemerken.

Bei pflanzlichen Objekten kommen nur meristematische, also plasmaerfüllte Zellen in Betracht, da nur hier eine Messung der Zellgröße und Kernzellrelation einen Rückschluß auf die Kernplasmarelation erlaubt. Da nun mit zunehmender Entfernung vom Vegetationspunkt eine zunehmende Vacuolisierung der Zellen stattfindet, so könnte man im Sinne möglichst exakten Vergleiches zunächst daran denken, etwa nur Zellen bestimmten Abstandes vom Vegetationspunkt bei den verschiedenen Temperaturen messend zu vergleichen. Das ist aber nicht durchführbar, denn wie wir sehen werden — und auf makroskopischem Wege ist das schon von Askenasy und genauer von Popovici festgestellt worden — findet diese Umwandlung in Dauergewebe von der Vegetationsspitze an in basaler Richtung in der Wärme viel schneller, d. h. nach weniger Zellfolgen statt als bei niederer Temperatur. Zellen gleichen Abstandes vom Vegetationspunkt sind also, wenn der Abstand einige Millimeter beträgt, in der Wärme eventuell schon viel stärker vacuolisiert und im Sinne des Dauergewebes verwandelt als in der Kälte, mithin als nicht unmittelbar mit vom Vegetationspunkt äquidistanten Zellen vergleichbar. Es ist also — will man grobe Irrtümer vermeiden — notwendig, Zellen gleicher Differenzierungs- und Entwicklungsstufe miteinander zu vergleichen, d. h. also bei höherer Temperatur etwas näher an den Vegetationspunkt heranzugehen. Mißt man nun, wie ich es tat, ohnehin die einzelnen meristematischen Gewebesysteme ziemlich nahe nach ihrer Herausdifferenzierung aus dem undifferenzierten Urmeristem, so werden dadurch alle obigen Fehlerquellen so gut wie vollkommen unwirksam gemacht. Es zeigt sich so, daß das Volumen der Zellen gleichen Entwicklungs- und Differenzierungsstadiums innerhalb weiter Temperaturgrenzen, mit Ausnahme der Temperaturextreme, weitgehend gleich ist. Da, wie bereits bemerkt, basalwärts vom Vegetationspunkt eine Zellvergrößerung durch Wasseraufnahme und Vacuolisation stattfindet, diese Umwandlung bei höheren Temperaturen rascher, d. h. auch nach

weniger Zellfolgen stattfindet, so ist klar, daß Zellen gleichen Abstandes vom Vegetationspunkt bei größerer Entfernung vom Vegetationspunkt in der Wärme größer sind als bei niederer Temperatur. Wie diese Fehlerquelle umgangen wird, wurde eben besprochen. Bei allerhöchsten Temperaturen ist jedoch die Sache anders. Hier findet nämlich eine Vacuolisation bis in den Vegetationspunkt selbst hinein statt, nachdem schon einige Temperaturgrade höher, auch Zellen gleicher Größe wie bei niederer Temperatur, die bei nichtextremen Temperaturen dieselbe cytologische Ausbildung zeigten, eine stärkere, bzw. deutlichere Vacuolisation zeigten, als in niederer Temperatur. Hier sind wir also gezwungen, etwas inhomogene Werte für die Zellgröße — wenn wir dieselbe als Maß für die Plasmamenge betrachten wollen — zu vergleichen, indem hier weniger Plasma vorhanden ist als der Zellgröße entspricht. Dieser Fall — der jedoch, wie wir später sehen werden, nur der extreme Grenzfall einer Erscheinung ist, die schon auf niederen Temperaturgraden eingesetzt hat — ist jedoch bei genauerem Zusehen für unser Problem der Kernplasmarelation ohne Belang, da, wie sich später zeigen wird, die sekundäre Vergrößerung dieser Relation bei sehr hohen Temperaturen, die auch ohne Iurechnungsetzen der relativ zur Zellgröße verminderten Plasmamasse deutlich ist, durch Berücksichtigung dieses Faktors nur noch deutlicher werden muß.

So viel zur Orientierung über diese Verhältnisse.

Die Zellen wurden bei genau 1000facher Vergrößerung gezeichnet und darauf makroskopisch diese ausgemessen. Das Zellvolumen und die Zelloberfläche sind bei der regelmäßigen Gestalt der Gebilde leicht berechenbar. Die Zelltiefe wurde gleich der Zellbreite angesetzt, was, wie Messungen zeigten, hinreichend exakt ist. Das Kernvolumen bzw. seine Oberfläche wurde nach der Kugel- bzw. Ellipsoidformel berechnet, ebenso der Nucleolus. Bei ellipsoiden Gebilden wurden die beiden kleineren Achsen als gleich groß angenommen.

Was die Konstruktion der Kurven betrifft, so wurden zunächst die tatsächlich gefundenen Werte in ein Ordinatensystem eingetragen und die Punkte durch Gerade verbunden (dünne Linien). Da jetzt der allgemeine, ideale Verlauf der Kurve deutlich hervortritt, wurde nun, wie das auch bei physiko-chemischen Messungen üblich ist, der wahrscheinliche, ideale, messungsfehlerfreie Verlauf der Kurven gezeichnet (dicke Linien). Je zwei gegenständlich zusammengehörige Kurven sind in identischer Strichmanier gezeichnet. Durch diese Methode ist einmal der tatsächlich gefundene Kurvenverlauf sowie der wahrscheinliche, fehler- und zufallsfreie Verlauf klar und deutlich dargestellt.

III. Temperatureinfluß auf die allgemeinen Wachstums- und Differenzierungserscheinungen der Zellen und Gewebe.

A. Allgemeiner Einfluß auf das Wachstum. Tabelle 1.)

Von fundamentaler Bedeutung für das Verständnis des cytologischen Einflusses der Temperatur sind zunächst die Tatsachen des Temperatureinflusses auf die Geschwindigkeit des Längenwachstums der Wurzeln. Es zeigt sich, daß bis zu einer gewissen Temperatur eine kontinuierliche, später etwas abnehmende Steigerung der Wachstumsintensität pflanzlicher Organe besteht. Bei weiterer Temperaturerhöhung über das sogenannte Optimum findet dann aber eine Abnahme der Wachstumsgröße statt, die bei weiterer Temperaturerhöhung sehr bald dem Stillstand und Absterben Platz macht. Auf die genauere Analyse dieser komplizierten, gerade in neuerer Zeit in prinzipiell anderer Weise gewerteten Verhältnisse kann hier nicht eingegangen werden, zumal darauf später noch kurz hingewiesen werden soll. Es muß nur bemerkt werden, daß das Temperaturoptimum und -maximum, für das Wachstum z. B., in gewisser Beziehung eine Funktion der Dauer der Temperatureinwirkung ist. Insofern nämlich z. B. das Wachstumsmaximum, wenn eine längere Zeitspanne in Rechnung gesetzt wird, bei niederer Temperatur liegt, als wenn eine kürzere experimentelle Dauer betrachtet wird (vgl. z. B. Lehenbauer).

Tabelle 1.

Übersicht der Keimungsgeschwindigkeit und ihrer Temperaturkoeffizienten.

Temp. °C	*Phaseolus*		*Pisum*		*Zea*		*Helianthus*	
	Zeit in *h*	Q_{10}	Zeit in *h*	Q_{10}	Zeit in *h*	Q_{10}	Zeit in *h*	Q_{10}
8,5	264		120		—		—	
11,5	132	9,81	60	9,8	132		120	
18,0	54	3,91	40	1,86	68	2,43	48	4,06
26,0	29	2,17	25	1,8	29	2,89	29	1,87
31,0	11	(6,92)	18	1,96	11	7,0)	11	(7,0
37,0	24	— 3,42	24	— 1,6	24	— 3,6	24	— 3,64
41,0	42	— 4,00			48	— 5,65	24	(0,00)

Da diese Verhältnisse für das Verständnis cytologischer Erscheinungen wesentlich sind, gebe ich im vorstehenden eine kleine Tabelle (Tabelle 1), in der in gänzlich roher, beiläufiger Weise die Zeitdauern eingetragen sind, innerhalb derer bei gegebener Temperatur das erste deutliche Hervorbrechen der Wurzelspitze aus dem Samen stattfindet. Der Umschlags-

punkt der Temperatur, bei der eine Verzögerung bei weiterer Erhöhung stattfindet und auf den es hier besonders ankommt, ist ganz deutlich erkennbar. Gleichzeitig finden sich Temperaturkoeffizienten (Q_{10}) der Beschleunigung — bzw. mit negativem Vorzeichen, der Verzögerung — innerhalb der gegebenen Temperaturintervalle, berechnet für eine Temperaturerhöhung um 10° angegeben, woraus die bekannte Tatsache des Fallens dieser Koeffizienten mit steigender Temperatur hervorgeht.

B. Einfluß der Temperatur auf die Länge der meristematischen Zone und die allgemeine Differenzierung der Zellen.

Wie schon eingangs gelegentlich der Bemerkungen zur Untersuchungsmethodik erwähnt wurde, kann man an Formolpräparaten die Zellvacuolen, da offenbar nur das Protoplasma fixiert wird nicht aber auch im Zellsaft Niederschläge entstehen, sehr gut erkennen und die mit zunehmendem Abstand vom Vegetationspunkt und der Verwandlung in Dauergewebe auftretende Vacuolisationssteigerung gut verfolgen. Während am Vegetationspunkt selbst und noch weiter bis zur eigentlichen Streckungszone, wo die Vacuolisation die Hauptrolle spielt, echtes Wachstum der lebenden Substanz stattfindet, das mit Zellvermehrung verbunden ist (meristematisches oder embryonales Wachstum)[1], findet im darauffolgenden Wurzelstück lediglich Vermehrung des Zellsaftes statt, das Protoplasma, ursprünglich die ganze Zelle erfüllend, wird bald stark vacuolisiert um endlich als bloßer Wandbelag zu persistieren (Streckungs- oder Bewegungswachstum)[1]. Die Verwandlung der Gewebe bzw. der Zellen im Dauerelemente, womit die Zellteilungen sistieren, findet bei gegebener Temperatur nach ganz bestimmter Anzahl von Zellteilungen von der Wurzelspitze an statt. Bei Temperaturerhöhung tritt nun nicht nur eine Beschleunigung der normalen, d. h. bei tieferer Temperatur stattfindenden Zellteilungsprozesse ein, wie wir es etwa bei der Beschleunigung der Furchung und andrer morphologischer Vorgänge bei Tieren beobachten, wo sogar noch meist eine Vermehrung der Zellenzahl bei hoher Temperatur stattfindet, so daß gleiche morphogenetische Entwicklungszustände bei höherer Temperatur nach einer größeren Anzahl aufeinander folgender Zellteilungen erreicht werden als bei niederer Temperatur. Ganz im Gegenteil findet im Vegetationspunkt der Pflanzen neben der Beschleunigung der Zellteilungen und Differenzierungsprozesse überhaupt noch eine morphogenetische Verfrühung der Umwandlung in die Streckungszone und Dauergewebe statt, so daß also gleiche morpho-

[1] Vgl. Küster, l. c.

genetische Zustände der Zellen nach weniger Zellteilungen, also in einer früheren Zellgeneration erreicht werden als in niederer Temperatur. Fassen wir die Umwandlung in Dauergewebe, die doch mit Aufhören der Teilungsfähigkeit — wenigstens meistens — einhergeht und wobei auch eine ganz einseitige Differenzierung und funktionelle Umgestaltung der Zelle stattfindet, als verbunden mit einem Altern in gewissem Sinne auf, so können wir sagen, daß die Geschwindigkeit des cellulären Alterns in diesem Sinne durch erhöhte Temperatur ganz wesentlich gefördert wird und auch nach weniger Zellgenerationen einsetzt als bei niederer Temperatur. Auf diese zellphysiologisch bedeutsame Tatsache kann ich hier nur nachdrücklich hinweisen.

Auf makroskopisch-messendem Wege der meristematischen bzw. Zuwachszone haben auf diese Verkürzung schon Askenasy und später genauer Popovici aufmerksam gemacht.

Tabelle 2.

Länge der meristematischen Zone der Wurzeln, ausgedrückt in Mikrometerteilen.

Temp. °C	*Zea*	*Pisum*	*Helianthus*
8,5	—	86	65
11,5	—	98	—
18	87	65	50
26,0	83	66	42
31,0	62	60	50
35,5	77	—	—
37,0	68	79	54
41,0	46	—	35
42,0	60	—	—

Gemäß meinem auf cytologischem Gebiete liegenden Arbeitsplane ging ich so vor, daß ich auf Schnitten den Abstand der Wurzelhaubenspitze von jener relativ scharf abgegrenzten Wurzelstelle maß, wo die Dermatogenzellen durch Wasseraufnahme und beginnende Vacuolisation bei Verlust der Teilungsfähigkeit starke Größenzunahme zeigen. Auf diese Weise kam vorstehende nur beiläufig orientierende Tabelle 2 zustande, in der die Längsmaße in Mikrometerteilstrichen ausgedrückt sind. Zu bemerken ist nur noch, daß die Unregelmäßigkeiten der Tabelle auf die für diesen Zweck relativ viel zu geringe Messungszahl zurückzuführen sind, was sich dadurch um so mehr bemerkbar macht, als bei den höchsten Temperaturen die individuelle Variationsbreite der Länge der meristematischen Zone sehr bedeutend ist, oft 100% beträgt, was an die

allgemeinen Feststellungen von fundamentaler Bedeutung erinnert, die Peter über die Variabilität und Variationsbreite an Tieren unter normalen und experimentell veränderten äußeren Bedingungen gemacht hat und welche lehren, daß mit zunehmender Entwicklungsgeschwindigkeit und unter dem Einfluß schädigender Einflüsse (in unserm Falle also der Temperatur) die Variabilität beträchtlich gesteigert wird.

Die beigegebenen Mikrophotographien (Taf. VIII, Fig. 1—8) zeigen besonders typische und charakteristische Fälle dieser Vegetationspunktverkürzung bei hohen Temperaturen. Vergleicht man daher Stellen gleichen Abstandes vom Vegetationspunkt (Taf. IX, Fig. 13, 14), und zwar gegen das Ende der meristematischen Zone, so ist der temperaturbedingte Unterschied enorm. Das Dermatogen bleibt noch am längsten teilungsfähig und enthält am meisten Protoplasma. Die Periblemschichten sind in der hohen Temperatur schon vollkommen vacuolisiert, bei niederer Temperatur und gleichem Abstande vom Vegetationspunkt jedoch noch ganz mit Plasma erfüllt. Ganz das gleiche findet man an Vegetationsspitzen von *Zea mays*. Taf. IX, Fig. 15, 16 stellen Längsschnitte der äußersten Keimblätter gleichweit entwickelter Sprosse bei hoher und niedriger Entwicklungstemperatur dar. Taf. IX, Fig. 19, 20 aus denselben Präparaten weiter innen gelegene Blätter bei stärkerer Vergrößerung. Taf. IX, Fig. 17, 18 die Epidermis und darunter liegende Zellschichten aus einem Längsschnitt des äußersten Keimblattes. Bei niederer Temperatur sind die Zellen vollkommen mit offenbar sehr wasserreichem Protoplasma erfüllt, bei hoher Temperatur ist das Plasma auf einen Wandbelag reduziert und scheint — ein Umstand, auf den wir noch zurückkommen werden — von festerer Konsistenz als das Kälteprotoplasma zu sein. Die Vacuolisation kann so weit in die meristematische Zone vordringen (besonders vgl. Taf. VIII, Fig. 4, 6, 8), daß sogar der Vegetationspunkt selbst bis zu den Urmeristemzellen mehr minder vacuolisiert erscheint (Taf. VIII, Fig. 10, 12), eine Erscheinung, die nur bei den höchsten Temperaturen auftritt und wohl schon weitgehende Hemmung und Schädigung bedeutet.

Es dürfte nicht unwahrscheinlich sein, daß die Wachstumshemmung hoher Temperaturen darin ihren cytologischen Ausdruck findet, daß durch die zunehmende und auf immer früheren Stadien einsetzende Zellvacuolisierung und Plasmaschwund die Zahl der teilungsfähigen Zellen immer mehr eingeschränkt wird, da einigermaßen vacuolisierte Zellen sich nicht mehr teilen können. Anderseits ist vielleicht gerade die Lähmung der Teilungsfähigkeit eine der Ursachen der frühzeitigen Vacuolisation. Es ist klar, daß durch diese Herabsetzung der Zellproliferation,

durch die die streckungs- und wachstumsfähigen Elemente geliefert werden, die Wachstumsgeschwindigkeit der Wurzeln erheblich reduziert werden muß. Sind endlich auch die Urmeristemzellen stärker vacuolisiert, so hört wohl das Wachstum ganz auf. In dieser zunehmenden Einschränkung der teilungsfähigen Region hätten wir denjenigen Faktor, der der morphologische Ausdruck der Gegenreaktion im Sinne Pütters ist. Dieser Autor hat bekanntlich die sehr einleuchtende Ansicht entwickelt, daß mit steigender Temperatur gemäß der bei niederen Temperaturen erzielten Beschleunigung der einzelnen Wachstumskomponenten — dasselbe gilt natürlich auch für andere physiologische Prozesse — dauernd — innerhalb gewisser physiologischer Temperaturgrenzen — Beschleunigung entsprechend der bei niederen Temperaturen stattfinden müßte[1]), mit andern Worten, daß die Q_{10}-Werte konstant oder zum mindesten nicht stark fallen oder negativ werden dürften, wenn nicht — oft schon bei relativ niederen Temperaturen einsetzend — sich eine schädigende Wirkung zunehmender Temperatursteigerung bemerkbar machen würde. Diese Schädigung hat ebenfalls ihren Wert für Q_{10}, und es ist klar, daß in dem Moment nun eine Verlangsamung des Wachstums bei weiterer Temperatursteigerung stattfinden muß, wo die Gegenreaktion als hemmender Faktor, dessen Intensität mit zunehmender Temperatur gesteigert wird, der mit der Temperatur dauernd gesteigerten, gewissermaßen idealen physiologischen Intensität des betreffenden Prozesses (des Wachstums) gleichkommt bzw. ihn übertrifft. Die tatsächlich gemessenen Werte für Q_{10}, die uns die Beschleunigung physiologischer Prozesse für 10° Temperaturerhöhung angeben, sind demnach das Resultat zweier sich kombinierender, eines positiven und eines negativen, Q_{10}-Wertes, und demgemäß nehmen die gemessenen Q_{10}-Werte physiologischer Prozesse mit steigender Temperatur ab, bzw. werden schließlich negativ.

Rechnerisch läßt sich, wie Pütter zeigte, unter der Voraussetzung, daß diese Gegenreaktion, wie es meistens der Fall ist, erst bei höheren Temperaturen einsetzt, die konstant bleibende Beschleunigung, also Q_{10} für diese Gegenreaktion selbst, sowie für die gewissermaßen ideale Hauptkurve berechnen.

In unserm Falle ist es nun klar, daß wir die zunehmende Vacuolisation und Reduzierung der Länge der meristematischen Zone als morpho-

---

[1]) Wir sehen hier davon ab, daß gemäß einem Wechsel der »limiting factors« (Blackman) diese Beschleunigung bei verschiedenen Temperaturintervallen verschieden sein könnte.

logischen Ausdruck der Gegenreaktion im Sinne Pütters auffassen können, deren Temperaturkoeffizient sehr groß ist — wie das meistens für Gegenreaktionen beobachtet wird —, denn bei höheren Temperaturen macht sich schnell ansteigend mit der Temperatur zunehmende Vacuolenbildung bemerkbar[1]). Die genauere kausal-physiologische Analyse des Vacuolisationsprozesses mit zunehmender Temperatur soll im folgenden Abschnitt unternommen werden.

Zunächst soll noch kurz auf den Einfluß der Temperatur auf die allgemeine Plasmabeschaffenheit eingegangen werden. Schon Schrammen beobachtet bei Temperaturen über 35° starken Plasmaschwund in den meristematischen Zellen der Wurzelspitzen. Bei 45° C. sind sie fast ganz plasmaleer und von großen Vacuolen erfüllt. Bei Rücktransport in Zimmertemperatur findet schon bald (nach 24 Stunden) starke Plasmazunahme statt, wobei allerdings zunächst Vacuolisation noch erhalten bleibt. Den raschen Plasmaschwund bei hohen Temperaturen will dieser Autor teilweise auf Verbrauch durch das gesteigerte Wachstum zurückführen. Tatsächlich wirken aber nach allgemeiner Erfahrung derartig hohe Temperaturen, die zu starker Vacuolisation führen, stark hemmend auf das Wachstum, so daß diese Erklärung nicht zutreffend erscheint. Doch darüber später mehr.

In neuerer Zeit hat Georgevitch in einer mir leider nur im ausführlichen Autoreferat seiner serbischen Abhandlung zugänglichen Arbeit an Wurzeln von *Galtonia* ähnliche Beobachtungen gemacht. Bei niederer Temperatur finden sich im Plasma wenig Vacuolen, während bei 40° C. starke Reduktion des Protoplasmas und Vacuolisation Platz greift.

1) Balls, der bei Pilzen den Einfluß der Temperatur auf das Wachstum und seine Sistierung bei hohen Temperaturen untersucht, sieht in der Anhäufung »katabolischer« Produkte die Ursachen der Wachstumssistierung. Diese Stoffe, die auch bei niederer Temperatur — nur in geringerem Maße — gebildet werden, diffundieren bei isolierten Zellen in die Umgebungsflüssigkeit. Es ist klar, daß diese Stoffe, wenn wir ihre Existenz auch bei Wurzelspitzen annehmen, aus den centralen Teilen des Wurzelcylinders schwerer nach außen gelangen können als aus dem Epidermisgewebe. Wenn wir nun annehmen — und dafür spricht vieles —, daß diese katabolischen Stoffe einfachere, event. dissoziierte Verbindungen darstellen als die Ausgangsstoffe, so ist klar, daß durch sie osmotische Wasseraufnahme bewirkt werden muß, wenn diese Stoffe nicht sofort aus der Wurzel abgegeben werden können. Diese Abgabe erfolgt aber jedenfalls peripher schneller als vom Centrum des Wurzelcylinders aus, so daß sich dort hierdurch bedingte Wasseraufnahme am stärksten bemerkbar machen muß. Tatsächlich sehen wir auch meist die Zellvacuolisation bei hoher Temperatur im Centralcylinder der Wurzel weiter spitzenwärts vorgeschritten als im Dermatogen (vgl. Taf. VIII, Fig. 3, 4, Taf. IX, Fig. 13, 14). So wäre also eine morphologische Stütze für Balls chemisch-physiologische Theorie beigebracht.

Für ein Verständnis des Temperatureinflusses auf die Ausbildung des Plasmas ist jedoch eine genauere Untersuchung der physikalischen Konsistenz bzw. des Hydratzustandes des Plasmas bei verschiedener Temperatur wertvoll, soweit sich darüber an fixierten Präparaten Schlüsse ziehen lassen[1]).

Für die Wurzeln von *Zea*, *Phaseolus* und *Helianthus* ergibt sich als typisch für niedere Temperaturen bei Formolfixierung der Präparate ein feines, locker-spongiöses bis feinvacuoliges Plasmareticulum, das offenbar das Ergebnis einer Fällung hochgequollener Colloide darstellt, die den Zellraum gleichmäßig erfüllen (Taf. VIII, IX, Fig. 9, 11, 13, 17, 19). Mit steigender Temperatur scheint zunächst eine Zunahme der Konsistenz und Dichte des Plasmas mit Zunahme der Masse desselben zu erfolgen, was auch Schrammen beobachtet, der bei 30° ein Optimum für das Trophoplasma beobachtet. Dieser spongiös-feinvacuolige Plasmabau bleibt bei Temperaturerhöhung ziemlich weit hinauf erhalten, um dann innerhalb weniger weiterer Temperaturgrade einer vollkommenen und weitgehenden Vacuolisation und Plasmaschwund Platz zu machen. Die für niedere Temperaturen charakteristische spongiös-feinvacuolige Fixationsstruktur bleibt — bei den einzelnen Arten etwas verschieden lange — bis etwa 30°—36° C. erhalten, bei *Zea* bis nahe an 40°. Bei Annäherung an diese Temperaturgrenze zeigt sich jedoch schon deutlich, daß die Plasmastruktur langsam lockerer und mehr vacuolig wird, bis dann bei den höchsten Temperaturen sich das Plasma fast ganz auf den Wandbelag und einige Stränge, die z. B. in den Plasmazellen den central liegenden Kern tragen, reduziert ist. Diese Strukturänderung an fixierten Präparaten vollzieht sich, wie bemerkt, innerhalb weniger Temperaturgrade. Während bei mittleren und niederen Temperaturen offenbar das ganze Zellumen meristematischer

---

[1]) Genauere Untersuchungen müßten mit Hilfe der Brownschen Molekularbewegung am lebenden Material gemacht werden. Es wird sich wahrscheinlich auf diese Weise feststellen lassen, daß die Viskosität, die man als Indikator des Hydrationszustandes auffassen kann, und deren Variation unter veränderten physikalischen und reizphysiologischen Bedingungen in den ausgezeichneten Untersuchungen von Heilbronn und Weber studiert wurde, bei verschiedener Aufzuchttemperatur der Keimlinge nicht nur im Sinne der rein physikalischen Abhängigkeit in bekannter Weise sich ändert, sondern daß der Wassergehalt bzw. der Colloidzustand des Plasmas selbst bei verschiedenen Entwicklungstemperaturen ein verschiedener ist. Es scheint mir, daß der Wassergehalt bei niederer Temperatur höher ist, daß also die physiologisch bedingte Zustandsänderung, die im Sinne einer Viskositätsverminderung mit sinkender Temperatur verläuft, der rein physikalischen, temperaturbedingten Viskositätszunahme entgegenarbeitet bzw. diese überkompensiert. Vgl. auch die interessante Arbeit von Chifflot und Ganter.

Zellen von wasserreichen, bei niederer Temperatur hochgequollenen Eiweiß- bzw. Plasmakörpern erfüllt ist, findet bei höheren offenbar eine teilweise Entmischung statt, dergestalt, daß neben einer wasserarmen, viel fester als in der Kälte konstituierten Plasmaphase, eine eiweiß- bzw. plasmakolloidarme, wasserreiche Zellsaftphase besteht. Die Plasmaphase durchzieht jedoch noch strangförmig die wässerige Phase. Bei höchsten Temperaturen endlich findet fast vollkommene Zurückdrängung der Plasmaphase als Wandbelag statt, wobei diese noch wasserärmer bzw. sich noch mehr dem festeren Gelzustande nähernd erscheint, während bei tieferen Temperaturen das Plasma sich hochgequollen und fast dem Solzustand genähert erweist. Diese Verfestigung der Plasmaphase bei höheren Temperaturen, deren Existenz man sich bei Betrachtung mikroskopischer Präparate wegen der Brechungsverhältnisse usw. nicht verschließen kann, scheint mir sehr gut aus einer vergleichenden Betrachtung der Mikrophotographien Taf. IX, Fig. 17, 18 sowie aus Taf. VIII, Fig. 11, 12, Taf. IX, Fig. 15, 16, 19, 20 hervorzugehen. Vor allem ist es die intensivere Färbbarkeit mit Plasmafarbstoff sowie das stärkere Brechungsvermögen, das evident an Schnittpräparaten konstatiert werden kann.

Als typisch für diese Verhältnisse sei hier noch folgender Fall der Epidermiszellen des äußersten Blattes von *Zea*-Keimspitzen in extenso angeführt. (Vgl. dazu Taf. IX, Fig. 17, 18.)

11.5° C. Plasma dicht spongiös. Nucleolus schwach gefärbt. Ebenso bei 18° C.

26° C. Plasmastruktur gröber, bis sehr locker spongiös.

37° C. Plasma sehr spongiös, es bilden sich größere Vacuolen.

41°—42°. Plasma bis auf den homogenen und ziemlich dichten Wandbelag reduziert. Großer centraler Zellsaftraum. Nucleolus sehr scharf und leuchtend rot mit Saffranin gefärbt.

C. Einfluß der Temperatur auf Vacuolisation und Plasmagehalt der Zellen als physikalisch-chemisches System.

Ein Fundamentalunterschied im Verhalten der Zellen pflanzlicher Vegetationspunkte und tierischer Zellen speziell embryonalen Gewebes besteht darin, daß letztere in ihrem Gesamtvolumen auf Veränderungen der äußeren Bedingungen — speziell der Temperatur — reagieren, also ihre Größe eine indirekte, ihre Zahl eine direkte Temperaturfunktion darstellt, während hingegen die Zellen pflanzlicher Vegetationspunkte bei Temperaturerhöhung nicht oder nur in geringem Maße durch Herabsetzung ihrer Teilungsgröße d. h. der Größe der Zellulosezelle reagieren, sondern intracellular eine Verminderung der Plasmamasse zu-

gunsten der flüssigen Zellsaftphase erfahren. Während man die Verkleinerung der tierischen Zellen bei Temperaturerhöhung als Herstellung eines Gleichgewichtes zwischen Oberfläche und Volumen bzw. zwischen Stoffaufnahme und Stoffumsatz gemäß den geänderten physiologischen Bedingungen ansehen kann, findet bei Pflanzenzellen gelegentlich der Vacuolisation und intracellulären Plasmareduktion zwar ebenfalls eine Neueinstellung eines Gleichgewichtes zwischen Stoffaufnahme und Umsatz statt, aber außerdem kann man noch von einer intracellulären Gleichgewichtsverschiebung innerhalb des Gesamtsystems des Zellinhaltes sprechen, insofern sich ein neues Gleichgewicht andrer Art zwischen den getrennten Phasen des Zellsaftes als flüssigem und dem Plasma als gequollenem System herstellt.

Dieser Prozeß, dessen Verlauf im einzelnen im früheren Abschnitt dargestellt wurde, läßt sich von zwei Seiten physikochemisch analysieren.

1) Temperatur und Permeabilität.

Zunächst ist daran zu denken, ob die Vacuolisation bei höherer Temperatur nicht auf Zunahme des Wassergehaltes der Gesamtzelle zurückzuführen ist, wobei für eine Wasseraufnahme vor allem die Durchlässigkeitsverhältnisse der Plasmahaut maßgebend sein müssen. Die Permeabilität wäre also hier im Sinne Blackmans oder Pütters als begrenzender Faktor des Zellwachstums bzw. der Vacuolisation aufzufassen.

Eine Erhöhung der Wasserpermeabilität mit steigender Temperatur haben viele Autoren beobachtet, so Rysselberghe, Tröndle, Krabbe, auf zoophysiologischem Gebiete Białaszewicz. Gegen die Erklärung zunehmender Vacuolisation durch geänderte Permeabilität sprechen nun meiner Meinung nach mannigfache Verhältnisse.

Einmal ist es nicht ausgemacht, ob in allen beobachteten Fällen einer scheinbar veränderten Permeabilität eine schnellere Aufnahme von Wasser in die Zellen nicht auf Veränderung der Konzentration osmotisch wirksamer Stoffe in der Zelle als dem eigentlich wirksamen Faktor zurückzuführen ist. Weiter ist durch Masing für den Durchtritt von Traubenzucker in Erythrocyten nachgewiesen und von Krabbe überhaupt für gelöste Stoffe wahrscheinlich gemacht worden, daß eine Erhöhung bzw. überhaupt erst ein Eintreten der Permeabilität der Plasmahaut für gelöste Stoffe mit Erhöhung der Temperatur stattfindet. Sind diese Stoffe osmotisch aktiv, so ist klar, daß im Falle einer Permeabilitätssteigerung für sie mit Erhöhung der Temperatur eine Herabsetzung des osmotischen Druckes also Wasserabgabe, bzw. jedenfalls keine Wasseraufnahme dadurch bedingt sein kann.

Endlich aber sind zwei Momente gegeben, die mir eine Erklärung der Vacuolisierung aus der Permeabilitätserhöhung ganz auszuschließen scheinen. Durch Rysselberghe ist gezeigt worden, daß der Grad der Permeabilitätssteigerung für Wasser mit der Temperatur abnimmt, also Q_{10} sinkt. Pütter berechnet aus seinen Zahlenangaben, daß von 16° C. an eine Gegenreaktion einsetzt, deren Q_{10} 8,0 beträgt und die mit steigender Temperatur die Permeabilitätszunahme für Wasser vermindert. Demgemäß wäre zu erwarten, daß eine Zunahme der Vacuolisation gerade am stärksten bei tiefen Temperaturen mit der Temperatur stattfände, während wir ganz im Gegenteil ziemlich plötzlich erst bei hohen Temperaturen eine Vacuolisation, verbunden mit Plasmaschwund eintreten sehen.

Weiter setzt eine Erklärung der Vacuolisation aus Veränderung der Permeabilität eine absolute Zunahme des Wassergehaltes der Zellen als Ursache der Vacuolisation voraus, was mir jedoch keineswegs wahrscheinlich erscheint.

Der fundamentale Einwand aber ist folgender: Angenommen, daß die inneren zellphysiologischen Bedingungen, die eine Wasseraufnahme bei hoher Temperatur bedingen würden, bei hoher und niederer Temperatur dieselben sind, so hat offenbar eine Erhöhung der Permeabilität mit der Temperatur nur insofern Einfluß auf diese anderweitig bedingte Wasseraufnahme, als sie die Geschwindigkeit dieser Prozesse, also die Schnelligkeit der Einstellung des Gleichgewichtes, nicht aber die Lage dieses Gleichgewichtes, d. h. die aufgenommene Wassermenge bestimmt. Nun findet aber das Vorrücken einer Zelle aus dem Vegetationspunkt an den Beginn der Streckungszone und Vacuolisation relativ so langsam statt, daß auch bei niederer Temperatur mehr als genügend Zeit für die Herstellung des Gleichgewichtes der Wasseraufnahme auch schon bald nach dem Vegetationspunkt gegeben wäre, wenn nur der Grad der Permeabilität, d. h. die Schnelligkeit möglicher Wasseraufnahme von der Temperatur beeinflußt würde und nicht vielmehr innere Bedingungen für die die Permeabilität der Plasmahaut nur Voraussetzung ihrer Wirksamkeit ist. Denn sonst wäre nicht einzusehen, warum erst bei 30°—40° die Permeabilität hinreichend groß wäre, um schon bald nach dem Vegetationspunkt weitgehende Vacuolisation zu ermöglichen.

2) Ursachen der Vacuolisation und Zelldifferenzierung, die im Zellstoffwechsel selbst und der Veränderung der physiochemischen Plasmabeschaffenheit gelegen sind.

a) Die Ursachen der Vacuolisation sind im veränderten Chemismus und Stoffwechsel des Plasmas gelegen. Zunächst sei

ein Blick auf unsre Vorstellung der normalen Genese der Vacuolen geworfen. Pfeffer vertrat die Ansicht, daß die Entstehung der Vacuolen als Übersättigungserscheinung eines quellbaren Körpers (der Plasmacolloide) mit Wasser aufzufassen sei und beruft sich auf Experimente an Wurzelhaaren von *Hydrocharis*. Bringt man aus solchen Gebilden Plasmaballen zum Austritt, so kugeln sich diese ab, und in ihrem Innern bildet sich alsbald eine große, centrale Vacuole. Nach Pfeffer soll dem freien Plasmaklumpen im freien Wasser genügend Gelegenheit zur Quellung, ja Übersättigung mit Wasser gegeben sein, so daß schließlich neben der hochgequollenen Plasmaphase eine Wasserphase auftritt. Gegen diese Auffassung wendet sich, wie mir scheint mit großem Recht, Fr. Schwarz, indem er bemerkt, daß einmal begrenzte quellbare Gallerten, in denen Vacuolenbildung stattfindet, nicht bekannt sind, und daß nach Platzen einer Zellvacuole, wenn man Pfeffers Vorstellungen annehme, die sofortige Neuentstehung einer Vacuole im Wandbelag zu erwarten sein müßte, was niemals geschieht. Schwarz ist vielmehr der Ansicht, daß die Vacuolenbildung als Entmischungsvorgang aufzufassen sei. Vacuolen treten nur dann auf, wenn zwei Substanzen mindestens vorliegen, von denen eine in der Umgebungsflüssigkeit löslich ist, die andre unlöslich und undurchlässig für die gelöste Substanz.

Genau hat Pantanelli die Genese der Vacuolen an Hyphen untersucht. In jugendlichen Zellen ist der Quellungsdruck (Q) hoch und überwiegt den osmotischen Druck (P). Später findet eine Verwandlung der hochmolekularen gequollenen Plasmacolloide in niedrigmolekulare Stoffe und dadurch Herabsetzung des Quellungsdruckes zugunsten des osmotischen statt. Wenn nun $P = Q$ ist, kann eine geringe lokale Erhöhung des osmotischen Druckes zur Vacuolenbildung führen, wodurch auch die in alternden Zellen plötzlich einsetzende Vacuolisation erklärt wird. Es ist interessant, daß ganz analog wie beim morphogenen Prozeß der Umwandlung in Dauergewebe auch bei Tieren (z. B. Amphibien) während der Embryonalentwicklung, solange noch keine Nahrung von außen aufgenommen wird, infolge Bildung osmotisch-aktiver Stoffe aus komplexen und gequollenen, Wasseraufnahme als Folge dieser Zunahme des osmotischen Druckes stattfindet[1]).

Ganz leicht können wir uns nun auch den vacuolisierungsfördernden Einfluß einer Temperatursteigerung erklären. Hier können wir zweierlei Standpunkte der Analyse einnehmen, indem wir einmal die experimental-

[1]) Vgl. diesbezüglich Białaszewicz, Galloway, und die ältere Zusammenfassung unsrer Kenntnisse bei Schaper.

cytologische Fundamentaltatsache der Reduktion des Plasmas bei höherer Temperatur oder die offensichtliche Zunahme der flüssigen Zellsaftphase auf Grund der Vermehrung des osmotischen Druckes in den Vordergrund stellen.

Zunächst wird man geneigt sein, an eine Erhöhung des Zellturgors und des osmotischen Druckes bei Temperaturerhöhung gemäß der zunehmenden Vacuolisation zu denken. Das kann, braucht aber keineswegs der Fall zu sein, wie die verschiedenartigen Angaben in der Literatur zeigen, denn eine Vermehrung osmotisch wirksamer Zellbestandteile muß nur dann Vermehrung der plasmolytischen Grenzkonzentration im Gefolge haben, wenn sich der Wasseraufnahme die elastische Spannung der Zellmembran widersetzt und also der Zellsaft relativ reicher an osmoaktiven Stoffen ist. Unter andern Umständen findet natürlich so lange Wasseraufnahme statt, bis sich ein Gleichgewicht, z. B. normaler Turgor, hergestellt hat, was natürlich mit Vergrößerung des Zellvolumens verbunden ist. Tatsächlich scheint jedoch mit Temperaturerhöhung eine Turgorvermehrung einzusetzen (Pantanelli, Copeland, Ursprung und Blum; keine Veränderung findet z. B. Askenasy, Němec; eine Erhöhung mit sinkender Temperatur beobachtet Buchheim).

Pringsheim hat die Möglichkeit erörtert und aus der Literatur belegt, daß unter dem Einfluß einer Wachstumshemmung, sie sei durch Temperatur, mechanischen Einfluß, Licht oder Wassermangel bedingt, Turgorsteigerung erfolge, da die normalerweise zum Streckungswachstum, d. h. zur Wasseraufnahme gebildeten osmotisch-aktiven Stoffe auch unter Umständen, die kein, oder nur ein minimales Wachstum zulassen, gebildet werden, wobei infolge der Behinderung ihrer Verteilung auf ein größeres Gewebevolumen beim Wachstum dann natürlich Steigerung des osmotischen Druckes erfolgen muß. Tatsächlich hat nun Borowikov (1914) gefunden, daß die Konzentration des Zellsaftes der Wachstumsgeschwindigkeit umgekehrt proportional ist. Ob jedoch durch die Turgorsteigerung immer eine Vacuolisation bedingt sein muß, bzw. ob nicht eine Anpassung des Turgors im Sinne einer Verminderung der Produktion osmotisch wirksamer Wachstumsstoffe bei behindertem Wachstum stattfindet, ist unentschieden und es scheint mir zur Nahelegung letzterer Möglichkeit nachstehendes Experiment interessant. Die bei niederer Temperatur von Anfang an gezüchteten Wurzelspitzen zeigen im Meristem keine Vacuolisation, wie schon oft bemerkt. Hält man hingegen Wurzelspitzen von *Zea mays* zunächst bei hoher Temperatur (32° C.) und überträgt sie hierauf in niedere Temperaturen von 7° C., wo fast kein Wachstum stattfindet, so zeigt eine Untersuchung nach einigen Tagen, daß

weitgehende Vacuolisation z. B. der Dermatogenzellen bis weit gegen die Vegetationsspitze stattgefunden hat (vgl. Taf. XI, Fig. 43, 44). Offenbar haben die in hoher Temperatur entsprechend der großen Wachstumsintensität in großer Menge gebildeten osmotisch-aktiven Stoffe, die für die geringe Waehstumsintensität in der niederen Temperatur zu konzentriert sind, nun in dem Sinne gewirkt, daß sie durch starke Wasseraufnahme bei gehemmtem Wachstum, Vacuolenbildung auslösen. Werden die Keimlinge von Anfang an bei niederer Temperatur kultiviert, so findet entsprechend der geringen Wachstumsintensität auch eine geringe Produktion osmotisch-aktiver Stoffe statt, also ist es nur der Temperaturwechsel, der bei niederen Temperaturen Vacuolisation bedingt. Es ist also die Turgorzunahme bei niederen Temperaturen, wie auch Pantanelli bemerkt, bzw. die Vacuolisation unter solchen Umständen im Gegensatz zum Einfluß hoher Temperaturen direkt als anormal und als Resultat einer schädigenden Wirkung aufzufassen.

Nun ist also leicht auf Grund unsrer allgemein-physiologischen Kenntnisse die Vacuolisation bei hohen Temperaturen zu erklären. In meiner Arbeit über den Temperatureinfluß auf Zellen und Gewebe der Amphibien habe ich die Theorie aufgestellt, daß die Plasmavolumabnahme — die bekanntlich im Tierreich identisch mit Zellvolumabnahme ist, einen Vorgang, erklärbar aus relativem Nahrungsmangel, darstellt, dergestalt, daß bei Temperaturerhöhung die Stoffzufuhr auch unter den günstigsten Bedingungen dem starken Stoffverbrauch nicht genügt, daß also die Stoffzufuhr in diesem Fall der begrenzende Faktor der Zell- und Plasmagröße ist. Es findet daher so lange Plasmavolumabnahme bei negativer Stoffwechselbilanz statt, bis ein der Temperatur entsprechendes neues Gleichgewicht hergestellt ist, in dem sich Stoffzufuhr und der entsprechend der Plasmaabnahme verminderte Verbrauch die Wage halten. Durch die dadurch erreichte größere relative Oberfläche des Protoplasten und seiner Teilsysteme sind auch die Aufnahmebedingungen selbst günstiger geworden. Ganz ähnliche Vorstellungen können auch in unserm Falle der intensiven Plasmaabnahme bei den höchsten Temperaturen entwickelt werden. Jedenfalls aber spielt hier noch die Produktion dissoziierter oder überhaupt niedrig molekularer, gelöster Stoffe aus komplexen, gequollenen eine große Rolle. Diese Prozesse, die als Dissimilation im Rahmen des stationären Gleichgewichtes des Stoffwechsels auch bei niederen Temperaturen bekannt sind, verlaufen nun bei Temperaturerhöhung viel intensiver bzw. quali- und quantitativ weitgehender, bis als neuer stationärer Gleichgewichtszustand eine Zelle mit großer Zell-

saftphase als gelöstem System und kleiner Plasmaphase als gequollenem Hydrocolloidsystem resultiert[1]).

Diese Bildung von osmotisch-aktiven bzw. löslichen Eiweißzersetzungsprodukten ist schon mehrfach auf chemisch-physiologischem Wege bei Temperaturerhöhung nachgewiesen worden[2]). Wasniewski findet bei *Triticum* bei supraoptimalen Temperaturen relativ stark vermehrte Eiweißzersetzung, und auch die Menge der veratmeten Stärke im Verhältnis zu der zum Wachstumsansatz verbrauchten steigt plötzlich beträchtlich, während bei Temperaturen unterhalb des Optimums Temperatursteigerung keine Verschiebung der perzentuellen Stoffwechselbilanz veranlaßt. Wir haben es also bei supraoptimaler Temperatur mit starker Verschlechterung der Stoffwechselökonomie zu tun und offenbar mit einer Verminderung der lebenden Substanz. Interessant ist in den Versuchen Wasniewskis besonders, daß diese Verschiebung des Stoffwechselgleichgewichtes bei Temperatursteigerung in niederem und mittlerem Temperaturbereich nicht eintritt, sondern erst ziemlich plötzlich, wenn das Optimum überschritten wird, — also ein ganz ähnliches Verhalten wie bei der von uns studierten Plasmavacuolisation und Plasmaschwund der Meristemzellen, die auch erst bei höheren supraoptimalen Temperaturen sich ziemlich plötzlich manifestiert. In diesem Zusammenhang sind auch die von Balls als katabolisch bezeichneten Stoffwechselprodukte zu erwähnen, die jedenfalls osmotisch-aktiv sind und bei höheren Temperaturen nach diesem Autor sehr stark an Menge zunehmen.

Als Bestätigung meiner früher erwähnten Theorie des cytologischen Zusammenhanges und physiologischer Verwandtschaft starker Temperaturerhöhung und Hungers sind auch die Ergebnisse Wallengrens an hungernden Paramaecien zu erwähnen, wo gleichfalls starke Vacuolisation durch Wasseraufnahme und Einschmelzung des Plasmas zugunsten eben in diesen Vacuolen gelöster Stoffe, resultiert. Auch bei durch Kohlendioxyd gestörtem Stoffwechsel beobachtet man nach Lopriore Vacuolenbildung in Mucormycelien, was uns daran erinnert, daß unter dem Einfluß der Co_2 nach Haro und Ewald (Literatur bei Höber, 1908) die Säugererythrocyten stark quellen, was offenbar darauf beruht, daß die Co_2 aus Alkalieiweißverbindungen des Blutkörperchenstromas das Alkali frei-

[1]) Vgl. bezüglich der Änderungen des Stoffwechsels bzw. der Plasmabeschaffenheit, Eiweißzusammensetzung Pütter, und besonders Schaffnit.

[2]) Vgl. auch Galeotti, der findet, daß die elektrische Leitfähigkeit tierischer Gewebe, für die neben der Ionenpermeabilität des Plasmas besonders noch dessen Gehalt an dissoziierten Verbindungen maßgebend ist, mit steigender Temperatur eine starke Zunahme erfährt. Vgl. auch die Zusammenstellung bei Bottazzi.

macht, das nun als osmotisch-aktive Substanz Wasseraufnahme veranlaßt. Ähnlich darf man sich vielleicht auch in Lopriores Versuchen den Co_2-Einfluß rein physikochemisch vorstellen. Hierher gehören endlich auch Untersuchungen von Klemm, der unter dem Einfluß von Induktionsschlägen, die offenbar dissimilatorischen Plasmaabbau veranlassen, eine starke Vacuolisation von *Urtica*-Haaren beobachten konnte.

b) Als zweite mögliche Beobachtungsweise des Temperatureinflusses käme die dem Gebiet der physikalischen Chemie zuzuordnende Zustandsänderung der Plasmacolloide als einem Gesamtsystem in Betracht. Wie schon früher erwähnt, sind offenbar die Plasmacolloide bei mittlerer, besonders aber niederer Temperatur in weit höherem Maße hydratisiert als bei hohen Temperaturen, was aus dem Faktum, daß die Quellung ein exothermer Prozeß ist, thermodynamisch gut verständlich ist. Das finden auch Mayer und Schaeffer bei tierischem Gewebe. Wie diese Forscher zeigen konnten, hängt übrigens die Imbibitionsfähigkeit bzw. der Wassergehalt tierischer Gewebe stark von dessen chemischer Zusammensetzung ab, speziell von einer sehr einfachen Relation, nämlich dem »Coefficient lipocytique« (Cholesterin : Fettsäure), indem sie diesem direkt proportional ist. Da nun auch die Temperatur, speziell bei Kaltblütern, ziemlich großen Einfluß auf diesen Koeffizienten hat, so ist hier direkt in schöner Weise die Abhängigkeit des Plasmachemismus einer-, des Wassergehaltes anderseits von der Temperatur nachgewiesen.

Wir werden also annehmen müssen, daß bei den höchsten Temperaturen derartige physikochemische Prozesse ablaufen, daß das chemisch andersartige Plasma auch einen andern colloidalen Zustand, nämlich geringeren Quellungsgrad aufweist, während die zweite Zellphase, der Zellsaft geringeren Gehalt an Colloiden bei hohem Wassergehalt zeigt. Ganz im Gegensatz zu den niederen Temperaturen, wo die einzige hier vorhandene Zellphase hochgequollene, ja vielleicht schon fast im colloidal gelösten Zustande befindliche Plasmacolloide enthält. Wir kennen außerdem an Eiweißschäumen und überhaupt Colloiden die Erscheinung des sogenannten Alterns bzw. der Verfestigung. Falls dieser Vorgang, was nicht unwahrscheinlich ist, durch höhere Temperatur begünstigt und beschleunigt wird, wäre eine physikalisch festere Beschaffenheit des Plasmabelages in hohen Temperaturen gut verständlich.

Endlich wissen wir, daß bei der Koagulation eine Verminderung des Quellungswassers stattfindet. Da nun durch die außerordentlich interessanten und weittragenden Experimente Lepeschkins gezeigt wurde, daß auch bei gewöhnlicher Temperatur (20°) mit meßbarer Ge-

schwindigkeit Koagulation des lebenden Plasmas stattfindet, so daß im Leben dauernder Ersatz bzw. Neuaufbau neuer Plasmacolloide als Stoffwechselleistung lebender Zellen erfordert wird, demnach ein gewisser bei verschiedener Temperatur verschieden großer Anteil des Gesamtplasmas aus derartigen koagulierten Plasmacolloiden bestehen muß, welchen Anteil Lepeschkin in den trüben Plasmagranulationen usw. sehen will, — so ist klar, daß bei hoher Temperatur, wo offenbar der Anteil des Plasmas an derartigen Koagulationsprodukten ein größerer ist, eine festere Gesamtkonsistenz des Plasmas beobachtet wird, die allerdings teilweise durch die rein physikalisch (molekularkinetisch) bedingte Viskositätsabnahme unter Umständen abgeschwächt bzw. vollständig verdeckt werden kann.

Endlich muß auch der Zellsaft, der bei hohen Temperaturen außerordentlich reich an niedrigmolekularen, dissoziierten, demnach osmoaktiven Stoffen ist, eine starke wasserentziehende Wirkung auf die Plasmacolloide ausüben, denn in einem System: viel elektrolytreicher Zellsaft, wenig gequollene Plasmacolloide muß offenbar die überwiegende Menge Wasser auf erstere Phase verteilt sein im Sinne der Entwicklungstheorie der Vacuolengenese von Schwarz und Pantanelli, während bei niederen Temperaturen und geringer Menge osmotisch-aktiven Zellsaftes der Quellungsdruck der Plasmacolloide über den osmotischen der im Quellungswasser gelösten Stoffe weitaus das Übergewicht haben muß, so daß also keine Trennung im Sinne einer Entmischung beider Phasen resultiert.

IV. Der Einfluß der Temperatur auf die Zell-, Kern- und Nucleolengröße und die Kernplasmarelation (Kernzellrelation).

Hiermit wenden wir uns dem Hauptteile unsrer Untersuchungen zu. Wie schon eingangs bemerkt, wurden Zellen gleicher Differenzierungsstufe untersucht, Zellen, die ohne größere Vacuolenbildungen sind, wenigstens mit Ausnahme der höchsten Temperaturen, bei denen Vacuolisation allgemein ist.

Bezüglich den Tabellen, nach denen die Kurventafeln, wie eingangs auseinandergesetzt, konstruiert wurden, ist folgendes zu bemerken.

Sämtliche absolute Maße sind in μ angegeben. Eine besondere Erwähnung bedürfen nur die letzten Rubriken. In meiner Arbeit über die cytologischen Verhältnisse der Darmepithelzellen der Cladoceren habe ich von den Relationen, die sich zwischen Zellvolumen und Oberfläche einerseits, Kernoberfläche und Volumen anderseits darstellen lassen, ausgedehnten Gebrauch gemacht, von der Vorstellung, über die am erwähnten

Orte Genaueres nachgesehen werden möge, ausgehend, daß eine zahlenmäßige Beziehung zwischen der Oberfläche des Kernes als Austauschfläche und dem Plasmavolumen, bzw. zwischen der Zelloberfläche als Austauschweg und dem Kernvolumen und die Änderung dieses Quotienten, die uns offenbar ein Maß extra- und intracellulärer Stoffwechselbeziehungen geben, unter verschiedenen Bedingungen gewisse Schlüsse auf zellphysiologische Verhältnisse zulassen müssen. Bei pflanzlichen Objekten stellt sich allerdings die Sache weniger einfach, da nicht so wie bei Tieren ein Parallelismus der Kernplasmarelation, der Kern- und Zellgröße bei geänderter Temperatur besteht. Deutlicher sind jedoch diesbezüglich auch bei Pflanzen die Beziehungen zwischen Kern und Nucleolen. Die letzte Rubrik endlich zeigt die Werte der spezifischen Kernoberfläche, d. h. der Kernoberfläche bezogen auf die Volumseinheit des Kernes, die uns demnach ein Maß für die Austauschverhältnisse im Kernstoffwechsel geben muß.

Zusammenfassend können wir also den Tabellen und Kurven folgendes über die Volum- und Oberflächenbeziehungen der Zellen und ihrer Teilsysteme (Kern, Nucleolus) entnehmen.

Gleich zu Anfang möchte ich nachdrücklich darauf hinweisen, in wie auffälliger Weise der Gesamtverlauf und Charakter der Kurven der Größe einer bestimmten cytologischen Größe oder Relation auch bei verschiedenen Pflanzenarten und Gewebesystemen übereinstimmt, während hingegen Kurven, die verschiedene cytologische Verhältnisse darstellen, in ihrem allgemeinen Charakter total verschieden sind. Besonders auffällig ist das bei den Kurven des Kernvolumens, Zellvolumens, Nucleolusvolumens und der Nucleolus-Kernrelation. Der Habitus jeder der auf einer Tabelle zusammengestellten, gleiche Systeme darstellenden Kurven ist nahezu identisch.

1. Die Zellgröße (Kurventabelle 1), Volum und Oberfläche, deren Maß einerseits durch die Teilungsgröße, d. h. die Maximalgröße, bis zu der bei gegebener Temperatur Wachstum ohne Zellteilung erfolgen kann und die als innerer physiologischer, größenbestimmender Faktor aufzufassen ist, anderseits, bzw. von anderm Standpunkt aus betrachtet, durch den Grad der Wasseraufnahme und Vacuolisation bei hoher Temperatur bestimmt ist, nimmt mit steigender Temperatur zunächst ab, eine Erfahrung, die vollständig mit den Ergebnissen experimenteller Cytologie an Protozoen und Metazoen übereinstimmt (Literatur bei Erdmann, Popoff). Diese Abnahme des Gesamtvolumens, dem eine Abnahme des Plasmas natürlich parallel geht, findet etwa bis zu einer Temperatur von 26°—30° C. statt. Von dieser Temperatur an, deren Höhe übrigens je nach Pflanzenart und Gewebesystem, wie die Tabellen zeigen,

Tabelle 3. *Zea*, große Gefäßzellen im Plerom.

Temp. °C	Zelle		Kerndurchmesser	Nucleolusdurchmesser	Volumen			Kern-Zell-relation	Nucleolar-Kern-relation	Oberfläche			Zellvolum: Kernoberfläche	Zelloberfläche: Kernvolum	Kernvolum: Nucleolusoberfläche	Kernoberfläche: Nucleolusvolum	Spez. Kernoberfläche
	Länge	Breite			Zelle	Kern	Nucleolus			Zelle	Kern	Nucleolus					
11,5	42	21	14,2	8,7	18520	1495	344	0,0807	0,230	4410	630	236	29,3	2,9	6,3	1,8	0,43
18,0	40	18,7	12,7	6,6	13988	1069	150	0,0764	0,140	3690	503	136	27,8	3,4	7,8	3,3	0,47
26,0	38	17,7	11,4	5,8	11901	772	101	0,0648	0,130	3316	405	105	29,3	4,2	7,3	4,0	0,52
31,0	38	19	10,9	5,5	13718	693	87	0,0505	0,125	3610	371	94	37,0	5,2	7,3	4,2	0,53
35,5	39	18,2	11,2	6,4	12916	748	137	0,0579	0,182	3469	391	128	33,1	4,6	5,9	2,8	0,52
37,0	38	18,2	11,4	5,8	12570	772	101	0,0614	0,130	3396	406	105	31,4	4,4	7,3	4,0	0,52
41,0	37	22	11,2	5,1	17908	748	67	0,0417	0,089	4224	391	81	45,9	5,6	9,2	5,8	0,52
42,0	40	16,7	10,5	3,9	11152	653	31	0,0585	0,047	3228	344	47	32,4	4,9	13,8	11,1	0,52

Tabelle 4. *Zea*, Epidermis des äußersten Keimblattes einer Keimspitze.

11,5	32	34	11,9	5,0	36992	886	65,0	0,0238	0,073	6664	442	88	83	7,5	10,0	6,8	0,49
18,0	31	31	10,5	4,3	29791	603	41,5	0,0202	0,068	5766	344	57	86	9,5	10,5	8,2	0,57
26,0	31	29	10,3	4,0	26071	552	33,0	0,0211	0,059	5278	331	50	78	9,5	11,0	10,0	0,60
31,0	31	34	9,7	3,9	35836	471	31,0	0,0131	0,065	6528	289	47	124	13,8	10,0	9,3	0,61
35,5	33	32	10,7	3,5	33792	622	22,3	0,0184	0,036	6272	351	38	96	10,0	16,3	16,1	0,56
37,0	30	38	10,4	4,0	43320	574	33,0	0,0132	0,057	7448	337	50	128	12,9	11,4	10,2	0,59
42,0	33	32	10,0	3,4	33792	422	20,5	0,0125	0,049	6272	312	36	109	14,9	11,7	15,7	0,74

Tabelle 5. *Pisum*, Dermatogen.

Temp. °C	Zelle: Länge	Zelle: Breite	Kerndurchmesser	Nucleolusdurchmesser	Volumen: Zelle	Volumen: Kern	Volumen: Nucleolus	Kern-Zell-relation	Nucleolar-Kern-relation	Oberfläche: Zelle	Oberfläche: Kern	Oberfläche: Nucleolus	Zellvolum : Kernoberfläche	Zelloberfläche : Kernvolum	Kernvolum : Nucleoloberfläche	Kernoberfläche : Nucleolusvolum	Spez. Kernoberfläche
8,5	24	14,5	9,6	5,5	5040	461	75,4	0,0914	0,163	1812	287	94	17,5	3,9	4,9	3,8	0,62
11,5	22	13,9	9,1	5,0	4250	393	65,3	0,0924	0,165	1624	258	78	16,4	4,1	5,0	3,9	0,65
18,0	23	11,8	7,5	4,0	3200	220	33,4	0,0687	0,151	1362	175	50	18,2	6,1	4,4	5,2	0,79
26,0	21	12,2	7,2	3,5	3120	194	22,3	0,0621	0,114	1320	161	38	19,3	6,8	5,1	7,2	0,83
31,0	21	12,1	7,0	3,3	3070	178	18,7	0,0580	0,105	1308	152	34	20,1	7,3	5,2	8,1	0,84
37,0	21	13,1	8,0	3,5	3650	267	22,3	0,0731	0,083	1456	200	38	18,2	5,4	7,0	8,9	0,74

Tabelle 6. *Helianthus*, Dermatogen.

8,5	20	15,2	9,0	5,1	4620	379	67	0,0820	0,176	1678	253	81	18,3	4,4	4,6	3,7	0,63
11,5	21	13,0	8,2	4,6	3550	287	50,8	0,0808	0,176	1482	210	66	16,9	5,1	4,3	4,1	0,73
18,0	21	11,7	7,7	4,0	2875	237	33	0,0824	0,139	1254	185	50	15,5	5,3	4,7	5,8	0,79
26,0	22	11,6	6,8	3,0	2959	164	14	0,0554	0,085	1288	143	27	20,6	7,8	6,0	10,2	0,87
31,0	21	13,2	6,6	3,1	3650	150	15	0,0410	0,100	1456	136	30	26,4	9,7	5,0	9,0	0,90
37,0	22	13,1	6,8	3,2	3775	164	17,1	0,0434	0,104	1494	143	32	26,4	9,1	5,1	8,3	0,87
41,0	22	17,2	7,6	3,2	6507	229	17.1	0,0351	0,074	2103	180	32	36,1	9,1	7,1	10,5	0,79

Tabelle 7. *Phaseolus*, Vegetationsspitze.

Temp. °C	Zelle: Länge	Zelle: Breite	Kerndurchmesser	Nucleolusdurchmesser	Volumen: Zelle	Volumen: Kern	Volumen: Nucleolus	Kern-Zell-relation	Nucleolar-Kern-relation	Oberfläche: Zelle	Oberfläche: Kern	Oberfläche: Nucleolus	Zellvolum: Kernoberfläche	Zelloberfläche: Kernvolum	Kernvolum: Nucleolusoberfläche	Kernoberfläche: Nucleolusvolum	Spez. Kernoberfläche
8,5	18	10,3	6,3	3,2	1908	130	17,1	0,0681	0,131	953	124	32	15,3	7,3	4,0	7,2	0,95
18,0	16	9,7	5,6	2,3	1504	91	6,3	0,0611	0,069	808	98	16	15,3	8,8	5,6	15,5	1,0
26,0	16	8,7	5,1	1,8	1211	67	3,0	0,0553	0,044	706	81	10	14,9	10,5	6,7	27,0	1,2
31,0	15	8,5	4,8	1,5	1083	57	1,7	0,0526	0,029	654	71	7	15,1	11,4	8,1	41,7	1,2
37,0	17	9,0	5,1	1,8	1377	67	3,0	0,0486	0,044	774	81	10	17,0	11,5	6,7	27,0	1,2
41,0	17	8,5	4,5	1,4	1227	47	1,4	0,0383	0,029	722	63	6	19,4	15,3	7,8	46,4	1,3
42,0	17	9,5	4,9	1,4	1533	61	1,4	0,0397	0,022	826	75	6	20,4	13,5	10,1	53,5	1,2

Tabelle 8. *Zea*, Plerom.

11,5	20	10,3	8,7	4,7	3380	344	54,2	0,1017	0,157	1378	236	69	14,2	4,0	4,9	4,3	0,69
18,0	18	12,6	8,0	3,6	2856	267	24,0	0,0934	0,089	1223	200	40	14,2	4,5	6,6	8,3	0,73
26,0	18	13,0	7,7	3,3	3040	237	18,7	0,0779	0,079	1274	185	34	16,4	5,3	6,9	9,8	0,78
31,0	18	15,2	7,2	3,3	4150	194	18,7	0,0477	0,096	1556	161	34	25,1	7,5	5,7	8,6	0,82
35,5	18	15,0	7,4	3,4	4050	211	20,5	0,0520	0,097	1530	171	36	23,7	7,2	5,8	8,5	0,81
37,0	18	13,8	7,3	3,4	3420	202	20,5	0,0590	0,101	1373	166	36	20,6	6,8	5,6	8,3	0,82
41,0	18	23,0	8,2	3,5	9520	287	22,3	0,0301	0,077	2714	210	38	45,3	9,4	7,5	9,4	0,73
42,0	20	25,5	8,3	3,0	13000	298	14,1	0,0229	0,047	3340	215	27	60,4	11,2	11,0	15,2	0,72

Tabelle 9. *Phaseolus*, Dermatogen.

Temp. °C	Zelle		Kerndurchmesser	Nucleolusdurchmesser	Volumen			Kern-Zell-relation	Nucleolar-Kern-relation	Oberfläche			Zellvolum: Kernoberfläche	Zelloberfläche: Kernvolum	Kernvolum: Nucleolusoberfläche	Kernoberfläche: Nucleolusvolum	Spez. Kernoberfläche
	Länge	Breite			Zelle	Kern	Nucleolus			Zelle	Kern	Nucleolus					
8,5	25	13,5	7,7	5,3	4555	238	77,7	0,0522	0,326	1714	185	87	24,1	7,2	2,7	2,3	0,79
11,5	23	12,6	7,5	4,6	3967	220	50,8	0,0580	0,230	1475	175	66	22,6	6,7	3,3	3,4	0,79
18,0	24	10,7	6,8	4,4	2746	164	44,4	0,0597	0,270	1141	143	60	19,2	6,9	2,7	3,2	0,87
26,0	24	9,8	6,3	3,9	2305	130	31,0	0,0563	0,238	1132	124	47	18,5	8,7	2,7	4,0	0,95
31,0	24	9,9	6,1	3,5	2352	118	22,3	0,0501	0,189	1146	116	38	20,2	9,8	3,1	5,2	0,99
37,0	24	11,6	6,3	3,5	3216	130	22,3	0,0404	0,171	1381	124	38	25,9	10,6	3,4	5,5	0,95
41,0	24	11,4	6,1	3,0	3157	118	14,1	0,0370	0,119	1354	116	27	27,2	11,4	4,3	8,2	0,99
42,0	24	11,6	5,6	2,7	3216	95	10,2	0,0295	0,107	1381	98	22	32,8	14,5	4,3	9,6	1,03

Tabelle 10. *Phaseolus*, Plerom.

8,5	23	12,5	7,4	4,4	3592	211	44,5	0,0587	0,210	1462	171	60	21,0	6,9	3,5	3,8	0,81
18,0	21	13,0	7,7	4,3	3549	237	41,5	0,0668	0,175	1430	185	57	19,1	6,0	4,1	4,4	0,79
26,0	21	13,4	7,0	3,9	3769	179	31,0	0,0474	0,173	1483	152	47	24,7	8,2	3,7	4,9	0,84
31,0	24	12,1	7,5	3,6	3513	220	24,0	0,0626	0,109	1453	175	40	20,0	6,6	5,5	7,2	0,79
37,0	22	12,2	6,8	3,1	3273	164	15,5	0,0501	0,094	1369	143	30	22,8	8,3	5,4	9,2	0,87
41,0	21	12,5	6,2	2,2	3276	124	5,5	0,0378	0,044	1362	120	15	27,3	10,9	8,2	21,8	0,96
42,0	20	12,0	5,1	1,9	2880	67	3,5	0,0232	0,052	1248	81	11	35,5	18,6	6,0	23,1	1,20

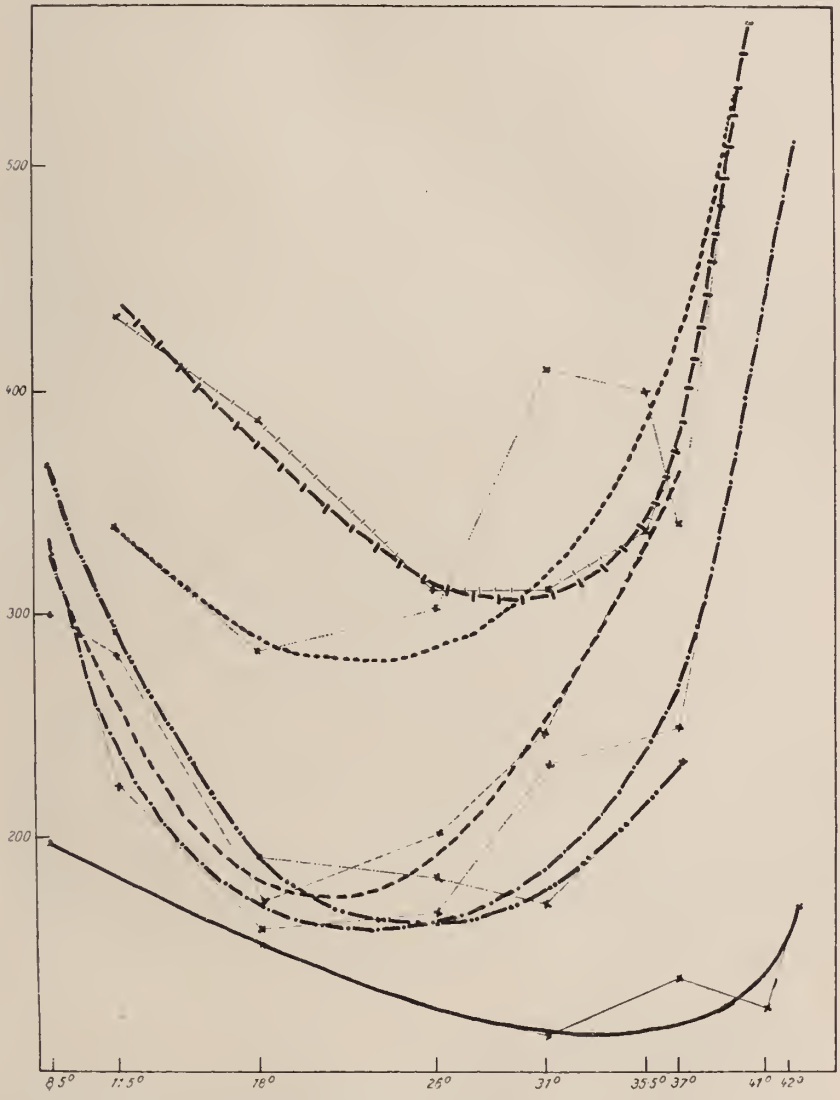
Tabelle 11. *Pisum*, Plerom.

Temp. °C	Zelle		Kern		Nucleolus		Volumen				Nucleolar-Kern-relation	Oberfläche			Zell-volum: Kern-oberfläche	Zell-oberfläche: Kern-volum	Kern-volum: Nucleolus-oberfläche	Kern-oberfläche: Nucleolus-volum	Spez. Kernoberfläche
	Länge	Breite	Länge	Breite	Länge	Breite	Zelle	Kern	Nucleolus	Kern-Zell-relation		Zelle	Kern	Nucleolus					
8,5	31,5	11,7	12,4	7,4	7,4	4,0	4312	354	61,8	0,0820	0,174	1747	286	92	15,0	4,9	3,8	4,6	0,88
11,5	30,0	11,7	12,3	7,0	7,1	3,6	4107	313	48,0	0,0752	0,153	1677	268	78	15,3	5,3	4,0	5,6	0,85
18,0	30,0	10,0	10,8	6,1	5,6	3,5	3000	209	35,7	0,0696	0,170	1400	205	61	14,6	6,7	3,4	5,7	0,99
26,0	32,0	10,2	10,2	5,6	5,1	2,6	3328	167	18,0	0,0501	0,108	1513	177	41	18,7	9,0	4,0	9,9	1,06
31,0	33,3	10,7	9,8	5,5	5,1	2,7	3796	102	19,3	0,0268	0,189	1653	166	43	22,8	16,1	2,3	8,6	1,6
37,0	34,0	12,0	8,7	8,7	3,4	3,4	4896	344	20,5	0,0702	0,059	1918	236	36	20,7	5,5	9,2	11,5	0,69

Tabelle 12. *Zea*, Dermatogen.

11,5	30	12,0	13,0	7,9	7,3	4,5	4320	423	85,7	0,0978	0,202	1728	320	102	13,5	4,0	4,1	3,7	0,75
18,0	30	11,4	11,8	7,6	3,8	3,8	3897	354	28,5	0,0908	0,080	1628	280	45	13,8	4,6	7,8	9,8	0,79
26,0	31	10,0	9,8	7,3	3,7	3,7	3100	272	26,4	0,0877	0,096	1440	222	42	13,9	5,2	6,4	8,4	0,81
31,0	31	10,0	10,0	6,7	3,2	3,2	3100	234	17,1	0,0754	0,073	1440	240	32	12,9	6,1	7,3	14,0	1,0
35,5	31	10,6	7,8	7,8	3,5	3,5	3369	247	22,3	0,0732	0,090	1496	190	38	17,5	6,0	6,5	8,5	0,79
37,0	30	11,0	7,7	7,7	3,7	3,7	3751	237	26,4	0,0632	0,111	1606	185	42	20,2	6,7	5,7	7,1	0,79
42,0	32	15,1	8,5	8,5	2,6	2,6	7290	320	9,1	0,0439	0,028	2388	225	21	31,9	7,4	15,0	24,7	0,70

verschieden ist, findet nun bei weiterer Temperaturerhöhung eine mehr minder deutliche Zunahme des Zellvolumens statt, auch wenn wir Zellen möglichst gleicher Entwicklungs- und Differenzierungsstadien miteinander vergleichen. Die Abnahme der Plasmamenge geht jedoch dauernd als



Kurventabelle 1. Zellvolumen in μ^3.

——— *Phaseolus*, Dermatogen.
– – – *Pisum*, Plerom.
—·—·— *Helianthus*, Dermatogen.
····· *Zea*, Plerom.
—··—·· *Pisum*, Dermatogen.
|—|—| *Zea*, Dermatogen.

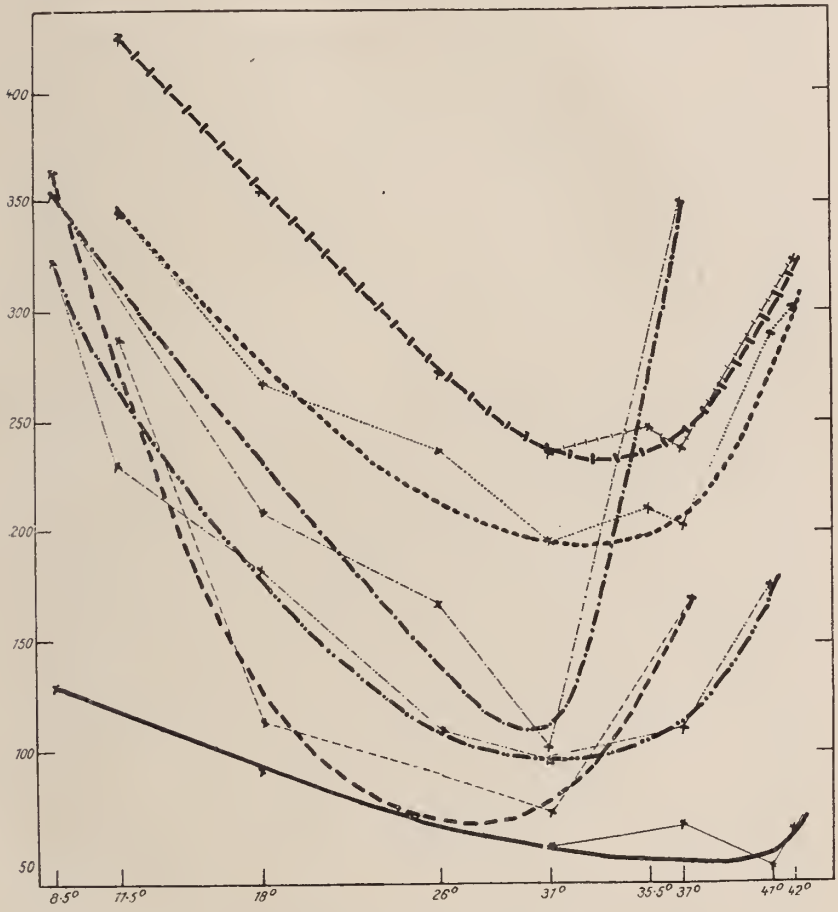
umgekehrte Temperaturfunktion weiter, so daß also die Zellen von jetzt an plasmaärmer zu werden beginnen, also ihre Volumvergrößerung nur auf vermehrten Gehalt an Flüssigkeit zurückzuführen ist. Diese Volumzunahme bzw. diese Vacuolisation, die mit steigender Temperatur anfangs nur in geringem Maße zunimmt, wächst dann bei Temperaturen von 36°—37° C. an plötzlich sehr bedeutend. Die plötzlich einsetzende Vacuolisation, die diese beträchtliche Volumvermehrung[1]) bewirkt, ist besonders bei Plerom zellen von *Zea* und *Pisum*, dem Dermatogen von *Helianthus* und *Zea* und dem Urmeristem von *Phaseolus* ungemein auffallend[2]). Bei hohen Temperaturen ist also mit weiterer Verminderung des Plasmavolumens im Vergleich zu mittleren Temperaturen eine Zellvolumvermehrung verbunden, und hier besteht ein — wohl durch die Existenz starrer Zellulosewände ermöglichter — prinzipieller Unterschied der Pflanzen von den Tieren, bei denen Plasmavolum und Zellvolum koinzidieren. Bei Pflanzen besteht insofern eine Disproportionalität morphogenetischer Prozesse zur Wasseraufnahme, weil eben vorzeitige Vacuolisation stattfindet, während bei der tierischen Embryonalentwicklung (z. B. *Rana*) bei höherer Temperatur zwar auch eine bedeutende Vermehrung der Wasseraufnahme in der Zeiteinheit stattfindet, die morphogenetischen Prozesse und die Vermehrung der lebenden Substanz aber im gleichen Tempo beschleunigt werden, so daß bei einem Vergleich gleicher Entwicklungsstadien bei hoher und niederer Temperatur der perzentuelle Wassergehalt der gleiche ist (vgl. Białaszewicz), während bei Pflanzen starker Plasmaschwund und demgemäß relative Zunahme der flüssigen Zellbestandteile erfolgt.

2. Das Kernvolumen und die Kernoberfläche (Kurventabelle 2) verhalten sich vielfach ganz ähnlich wie das Zellvolumen. Zunächst finden wir die als typisch zu bezeichnende Volumabnahme mit steigender Temperatur. Das absolute Größenminimum wird in den meisten Fällen zwischen 30° und 37° C. erreicht. Während in einigen wenigen Fällen nun weitere Größenabnahme mit der Temperatur erfolgt, steigt von hier an mit Temperatursteigerung auch die Kerngröße neuerdings und oft ziemlich beträchtlich an, so daß sie bei maximalen Temperaturen oft

[1]) Nach Prillieux bewirkt ebenfalls starke Temperaturerhöhung starke Vergrößerung der Parenchymzellen.

[2]) Wenn ich hier wie im folgenden von Temperaturerhöhung spreche, ist das natürlich nur der Kürze halber und ungenau. In Wirklichkeit fand in meinen Experimenten nicht Erhöhung der Temperatur statt, sondern Wurzelspitzen wurden bei verschieden hohen aber konstanten Temperaturen von der Keimung an bis zur Fixierung kultiviert.

Werte erreicht, die denen bei 18°—20° C. entsprechen. Die fundamentale Frage ist nun: Ist diese sekundäre Vergrößerung auf Substanzzunahme, d. h. auf Zunahme colloidaler Plasmamassen zurückzuführen oder beruht sie ähnlich wie die sekundäre Zellvolumzunahme bloß auf einer Wasseraufnahme? Sicher ist eines, daß



Kurventabelle 2. Kernvolumen in μ^3.

——— *Phaseolus*, Urmeristem.	—·—·— *Pisum*, Plerom.
— — — *Pisum*, Dermatogen.	—··—·· *Helianthus*, Dermatogen.
····· *Zea*, Plerom.	|—|—| *Zea*, Dermatogen.

Kernvacuolisation nicht eintritt, was ja gemäß dem andern physikalischen Zustande des Kernes im Gegensatz zum Protoplasma ohne weiteres verständlich ist. Die Größenreduktion des Kernes, die innerhalb der Temperaturerhöhung mit Ausnahme der höchsten Grade stattfindet,

beruht jedenfalls auf proportionaler Substanzabgabe, da der relative Stoffreichtum, verglichen in der mikroskopischen Struktur, ziemlich unverändert bleibt, anderseits später noch mitzuteilende Experimente an *Allium cepa*, wo die Kernverkleinerung mit Temperaturerhöhung unmittelbar ohne Kernteilung durch Substanzabgabe erfolgt, dieses Verhalten bestätigen.

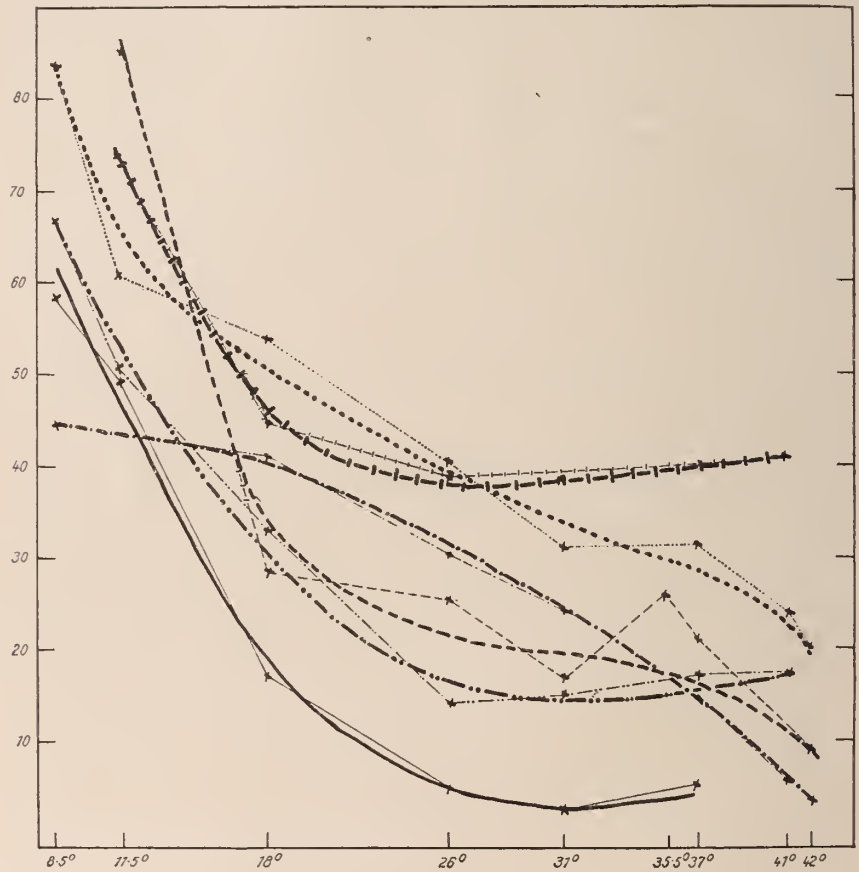
Die sekundäre Kernvergrößerung bei höchsten Temperaturen möchte ich jedoch mit Reserve tatsächlich als durch Wassergehaltvermehrung zustande gekommen ansehen. Daß das Chromatin bei hohen Temperaturen tatsächlich stark quellen und sein Volumen vermehren kann, beweisen Beobachtungen von SCHRAMMEN, der die Chromosomen unter diesen Verhältnissen viel voluminöser findet. Da wir nun durch die Untersuchungen ERDMANNS an Seeigeleiern und Embryonen wissen, daß innerhalb physiologischer Temperaturgrenzen das Chromosomenvolumen mit steigender Temperatur eine Verminderung erfährt, außerdem ich bei Wurzelspitzen ebenfalls Verkleinerung fand, so können wir die größeren Chromosomenvolumina in den Versuchen SCHRAMMENS unmöglich auf Substanzzunahme, sondern ausschließlich auf Zunahme des Quellungsgrades zurückführen. In der Tat scheinen ruhende Kerne bei höchsten Temperaturen, wo also sekundäre Volumvermehrung stattfindet, schwächer färbbar und damit substanzärmer zu sein. Die Abnahme des Kernvolumens jedoch, die zunächst bei steigender Temperatur erfolgt, ist offenbar im Sinne einer physiologischen Stoffwechselgleichgewichtsverschiebung typischer Art aufzufassen, während die sekundäre Vergrößerung oder das Gleichbleiben des Volumens bei hohen Temperaturen offenbar auf eine gesteigerte Zersetzung — vielleicht des Chromatins, das, wie JÖRGENSEN betont, bei hohen Temperaturen durch Abbau seiner gequollenen Gele osmotisch-aktive Stoffe hervorgehen läßt — der Kerncolloide, also auf erhöhte Dissimilation zurückzuführen ist, eine Temperaturwirkung, die nicht mehr ganz in das Bereich des physiologisch Normalen gehört[1]). Diese Prozesse der Wasseraufnahme bei hoher Tem-

[1]) Von HERTWIG und POPOFF ist darauf hingewiesen worden, daß die physiologische Depression, die in Protozoenkulturen auftritt und sich sowohl morphologisch als physiologisch in verminderter Teilungsenergie äußert, mit einer Kernhypertrophie verbunden ist. Hier findet jedoch Zunahme des Substanz(Chromatin)gehaltes des Kernes statt. POPOFF konnte durch Chemikalien experimentell eine sich ebenso morphologisch und physiologisch äußernde Depression hervorbringen, und zwar durch Stoffe, die in den Ausscheidungen der Tiere enthalten sind. Ob hier bei der Kernhypertrophie Wasseraufnahme beteiligt ist, ist fraglich, in diesem Falle wäre direkt gezeigt, daß Behinderung der Stoffwechselproduktabgabe, also deren Anhäufung in Zelle und Kern, Kernhypertrophie bewirkt.

peratur, welche beim Kern zum Unterschied vom Plasma nicht mit Vacuolisation verbunden sind, setzen jedoch jedenfalls als Gegenreaktion im Sinne Pütters schon bei niederen Temperaturen ein, wo die Volumverminderung noch ausschlaggebend ist, und bedingen durch diese Kombination die auch aus den Kurven gut ersichtliche zunehmende Verringerung der Kernvolumabnahme für die Temperatureinheit. Daß die Kerne bei höchsten Temperaturen entsprechend der Zunahme des Quellungsgrades ihrer Colloide geringere Festigkeit und Starrheit ihrer Form besitzen, geht auch daraus hervor, daß in Geweben wie im Plerom von *Pisum* und Dermatogen von *Zea*, wo bei niederen und mittleren Temperaturen ellipsoide Kerne gefunden werden, bei höchsten Temperaturen, bei denen starke Volumvermehrung der Kerne zu finden ist, dieselben vollständige Kugelgestalt annehmen, was sehr auf eine sich den physikalischen Eigenschaften von Flüssigkeiten annähernde Kernbeschaffenheit hindeutet.

3. Nucleolus (Kurventabelle 3). Wie von mir schon bei Tieren ausführlich gezeigt, findet eine Abnahme der Größe der achromatischen Nucleolen in der Wärme statt. Bei den untersuchten tierischen Objekten ist diese Abnahme um so ausgeprägter, als nicht wie bei pflanzlichen durch Vacuolisation eine unmittelbare Beziehung zwischen Volumen und Substanzgehalt verschleiert wird. Eine der Temperatur entsprechende Einstellung des Gleichgewichtes Kern—Nucleolus findet schon sehr rasch statt. Nach 2 Tagen beobachtete Schrammen bei Temperaturerniedrigung deutliche Vergrößerung des Nucleolus, bei hoher Temperatur findet Abnahme durch Vacuolisation statt. Nach meinen Präparaten nimmt die Färbbarkeit der Nucleolen mit Saffranin, die in der Kälte relativ gering ist, mit steigender Temperatur zunächst langsamer zu, um bei den höchsten Temperaturen auffallend stark zu werden (Taf. VIII, Fig. 11, 12, Taf. IX, Fig. 17, 18). Die Erklärung dieser Erscheinung steht in engster Beziehung zur Genese der Verkleinerung der Nucleolen und Vacuolisation. Bei Temperaturerhöhung innerhalb mittlerer und niederer Grade findet offenbar eine Verschiebung des intracellulären Stoffwechselgleichgewichtes statt, derart, daß das Gleichgewicht erst erreicht ist, wenn die Masse des Nucleolus, der hier noch nicht oder nur wenig vacuolisiert ist und eine hochgequollene Colloidmasse darstellt, durch relative Zunahme dissimilatorischer Prozesse abgenommen hat. Bei hohen und höchsten Temperaturen findet dieser Stoffumsatz so rasch statt, daß einmal das Gleichgewicht noch mehr zuungunsten des Nucleolus als Hydrocolloidphase und zugunsten gelöster Stoffe, die aus ihm entstehen, verschoben ist, anderseits diese osmotisch-aktiven Stoffe, die nun in besonders starkem

Maße gebildet werden, dem gequollenen Nucleolus sein Quellungswasser teilweise entreißen und dadurch einerseits weitgehende Vacuolisation seiner Grundsubstanz, anderseits Verminderung des Wassergehaltes und dadurch Verfestigung der übrigbleibenden Nucleolarsubstanz bedingen, wodurch das Speicherungsvermögen derselben für Farbstoffe erhöht wird.



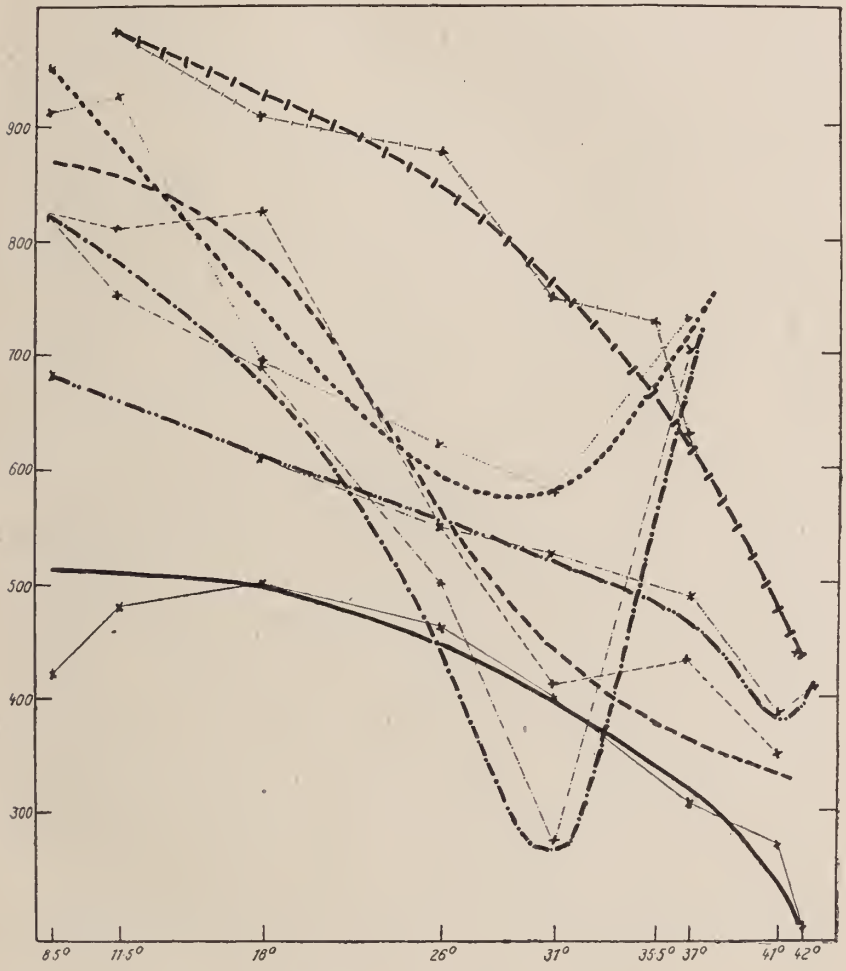
Kurventabelle 3. Nucleolusvolumen in μ^3.

——— *Pisum*, Dermatogen.	—·—·— *Phaseolus*, Plerom.
— — — *Zea*, Dermatogen.	—··—·· *Helianthus*, Dermatogen.
····· *Phaseolus*, Dermatogen.	|—|—| *Zea*, Plerom.

Es ist klar, daß durch diese starke Vacuolisation bei hohen Temperaturen die lediglich volumetrische Vergleichung der Nucleolarmassen viel zu hohe Werte für diese Temperaturen ergibt, da der größte Teil des Nucleolusvolumens nur mehr Vacuolen darstellt, während natürlich die wirkliche Substanzabnahme dauernd mit Temperaturerhöhung

anhält[1]). So erklärt sich das Verhalten der Kurven, die die größte Volumabnahme bei niederen Temperaturen angeben.

4. Kernplasma und Kernzellrelation (Kurventabelle 4). Hier spricht man wohl zunächst besser von einer Kernzellrelation, da nur diese direkt gemessen werden kann.



Kurventabelle 4. Kernzellrelation.

——— *Phaseolus*, Dermatogen.
– – – *Helianthus*, Dermatogen.
····· *Pisum*, Dermatogen.
—·—·— *Pisum*, Plerom.
—··—·· *Phaseolus*, Urmeristem.
|—|—| *Zea*, Dermatogen.

[1]) Bei Elodeablättern findet bei hohen Temperaturen eine so starke Vacuolisation des Nucleolus statt, daß er beträchtlich aufquillt und an Volumen stark zunimmt, allerdings dadurch fast unsichtbar wird. Vgl. darüber S. 226 f.

Bei Beurteilung dieser Relation ist oft die Notwendigkeit betont worden, scharf zwischen einer Substanzzu- bzw. -abnahme und einem bloßen Volumwachstum durch Wasserimbibition zu unterscheiden. Besonders sind diese Verhältnisse im Hinblick auf die Kerngröße diskutiert worden.

Es fragt sich: Ist das größere Kernvolumen bei niederer Temperatur durch Wasseraufnahme oder Substanzvermehrung bedingt? Nur die Substanzzunahme will man als wirkliche Zunahme der Kernplasmarelation gelten lassen. Im Hinblick auf diese Unterscheidung möchte ich nachstehendes bemerken.

Man kann offenbar bei Beurteilung intracellulärer Gleichgewichte einen zweifachen Standpunkt einnehmen. Vom allgemeinen Gesichtspunkt physikalisch-chemischen Phasengleichgewichtes ist es natürlich gänzlich gleichgültig, ob das Wachstum einer Phase durch Substanzzunahme oder Wasseraufnahme erfolgt. Denn jedenfalls ist durch die Temperaturveränderung im stationären Gleichgewichte eine Verschiebung eingetreten, derart, daß dadurch das Volumen einer Phase zunimmt. Die Gleichgewichtsverschiebung und Neueinstellung, die sich in Volumverhältnissen manifestiert, ist hier allein und unabhängig von den näheren Umständen dieser Volumveränderung von Interesse. Der Mechanismus dieser Volumveränderung kann nun allerdings im wesentlichen verschiedener Art sein, und hier tritt die zweite, mehr biologisch-physiologische Betrachtungsweise in Kraft. Sind es lediglich osmotische Druckdifferenzen, die auf Grund qualitativ und quantitativ veränderten Stoffwechsels eine Verschiebung der Verteilung der Wasserphase zwischen den beiden Systemen Kern und Plasma bzw. Zellsaft bewirken, so wird man vom biologischen Standpunkt aus dieser Gleichgewichtsverschiebung volumetrischer Art weniger Bedeutung beilegen, als für den Fall, daß der Gesamtstoffwechsel derart verändert ist, daß der eine Zellbestandteil, z. B. der Kern, eine Zunahme aktiver d. h. selbst unmittelbar am Stoffwechsel sich beteiligender Masse erfährt. Während im ersten Falle nur die Verteilung der lebenden Masse auf ein größeres Volumen durch Quellung stattfindet, also nur eine Vergrößerung gewissermaßen des Arbeitsraumes eintritt, wäre im zweiten Fall die Arbeitsmasse selbst verändert. Wie wir sehen werden, sind bezüglich des Verhaltens der relativen Kerngröße beide Möglichkeiten realisiert, ja sogar bei verschiedenen Temperaturen nacheinander, gewissermaßen alternierend für die Kerngröße maßgebend.

Ist also vom physiologischen Standpunkt aus eine Scheidung der zwei Möglichkeiten des Volumwachstums bzw. seiner Abnahme immer-

hin möglich und gut begründet, so muß ich hingegen jene Anschauung, die für eine Beurteilung der Veränderung der Kernplasmarelation den Chromatingehalt des Kernes als allein wesentlich in den Vordergrund rücken möchte, scharf ablehnen. Eine Chromosomenplasmarelation ist zwar eine sehr interessante Beziehung, und die Untersuchung ihres Verhaltens unter experimentell veränderten Bedingungen ist von hohem Werte, da sie uns das Verhalten einer Kernkomponente sehr anschaulich kennen lehrt. Niemals vermag sie jedoch eine Kernplasmarelation zu ersetzen, da das Chromatin weder mit dem Kern identifiziert werden darf, noch ein durchgehender Parallelismus zur Kerngröße besteht. Das Chromatin ist eben nur ein Teilbestandteil des Kernes neben vielen andern, mit jedenfalls in gewissem Grade unabhängig von den andern stattfindender Variabilität und Beeinflußbarkeit durch äußere Faktoren. Auch vermag ich, auf dem Standpunkt von Růžizkas biologischem Metabolismus stehend, dem Chromatin keineswegs eine besonders hervorragende und einzigartige Bedeutung in Kern und Zelle einzuräumen.

Zu unsern Messungsresultaten uns wendend, konstatieren wir folgende Ergebnisse.

Allgemeine Abnahme der Kernzellrelation, d. h. der relativen Kerngröße mit zunehmender Temperatur bis etwa 30° C., von da an findet je nach dem Objekt und Gewebe weitere Abnahme oder ziemlich starke Zunahme statt. Da wir nun wissen, daß in allen Gewebesystemen besonders dort, wo Zunahme der Zellgröße bei hohen Temperaturen durch Vacuolisation stattfindet, weitgehende Plasmaabnahme zugunsten des Zellsaftes Platz greift, so findet eine Zunahme des, auf das trotz der Zellvergrößerung stark reduzierte Plasmavolumen bezogenen Kernvolumens statt, die natürlich in den Fällen, wo schon eine Zunahme der auf das gesamte Zellvolumen bezogenen Kerngröße eintritt, nur um so größer ist[1]). Als typisch für maximale Temperaturen muß also neben der mit Zellvergrößerung durch Vacuolisation einhergehenden Plasmaabnahme die absolute und relative Zunahme der Kerngröße bezeichnet werden. Daß ich zur Untersuchung des Verhaltens der absoluten und relativen Kerngröße bei hohen Temperaturen speziell durch die Untersuchungen Rautmanns

[1]) Für die konstante Zunahme der Kernplasmarelation bei höchsten Temperaturen kommt also die Fehlerquelle der Zellmessung infolge der Vacuolisation gar nicht in Frage, nur ein exakter Ausdruck des relativ auf die Plasmamasse bezogenen Kernvolumens ist unmöglich. Da jedoch schon eine Zunahme der auf das Zellvolumen bezogenen Kerngröße stattfindet, so ist bei abnehmendem Plasmagehalt der Zellen die relative Zunahme des Kernvolumens auf das Plasmavolumen bezogen um so bedeutender.

angeregt wurde, der fand, daß die Werte der Kernplasmarelation bei *Paramaecium* (Macronucleus) bei 25° C. höher sind als bei 20° und sich denen bei 15° annähern, habe ich schon eingangs erwähnt.

Die Erklärung dieses Verhaltens der Kernplasmarelation in meinen Versuchen ist ganz analog zu der Erklärung, die bezüglich des Verhaltens der absoluten Kerngröße gegeben wurde: Abnahme der Kernsubstanz mit steigender Temperatur, bis sich bei etwa 30—35° C. durch Veränderung des Gleichgewichtes chemisch-physiologischer Prozesse starke Wasseraufnahme und Quellung der Kerncolloide bemerkbar macht, die zu einer sekundären Vergrößerung des Volumens führt. Derselbe Vorgang, nämlich Wasseraufnahme, bewirkt im Plasma durch Vacuolenbildung und Entmischung Volumverminderung bei Zellvergrößerung, bei den Kernen dadurch, daß keine Vacuolenbildung und Entmischung auftritt, sondern höherer Quellungsgrad, eine Volumzunahme.

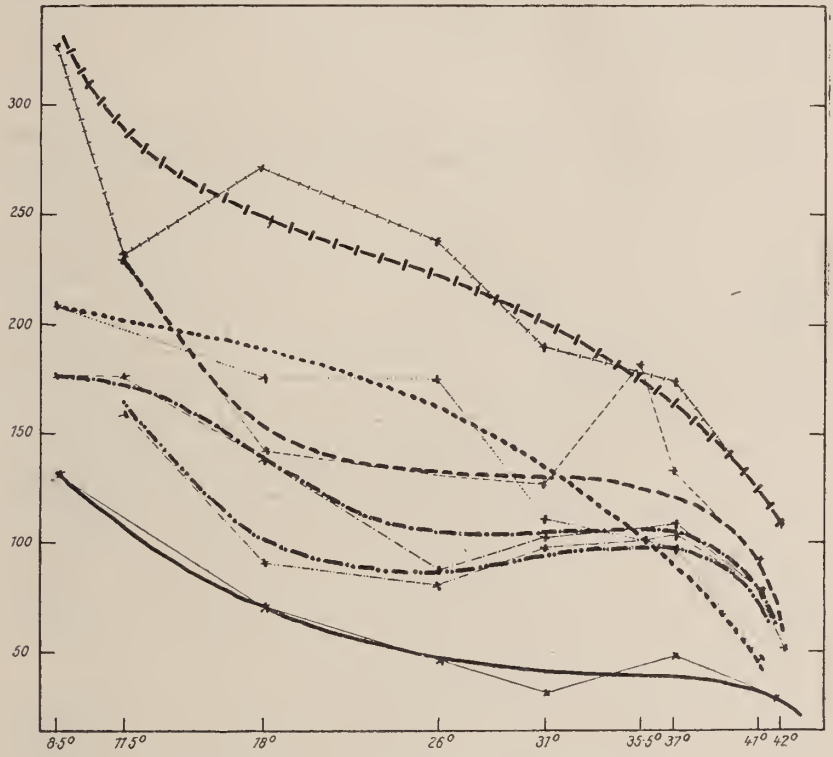
5. Nucleolus-Kernrelation (Kurventabelle 5). Für den Kurvenverlauf dieser Relation ist die S-Form typisch, die auf die Übereinanderlagerung zweier Prozesse hindeutet. Zunächst findet mit Temperatursteigerung parallele Abnahme der Kern- und Nucleoleusgröße statt und zwar so, daß letztere stärker abnimmt. Durch die später im Nucleolus eintretende starke Vacuolisation wird dessen weitere Volumabnahme mit Temperaturerhöhung verzögert, da die Vacuolen ein größeres Substanzvolumen vortäuschen, daher auch die volumetrische Nucleolus-Kernrelation mehr konstant bleibt (mittlerer Teil der Kurven, bei 20—36° C.) Bei höchsten Temperaturen findet dann infolge der absoluten Kernvolumzunahme und weiterer Größenabnahme des Nucleolus ein starkes Sinken der Kurven statt.

6. Wir kommen nun zur Besprechung der Verhältnisse des Volumens der einen Zellkomponente zur Oberfläche der andern und vice versa.

Der Quotient aus Zellvolumen : Kernoberfläche ebenso wie der korrespondierende ergibt wegen des komplizierten Verhaltens des Zellvolumens zu Kernvolum- und Kernplasmarelation keine eindeutigen Resultate. Im allgemeinen nehmen beide Relationen dauernd mit Temperaturerhöhung zu; besonders hoch sind sie bei höchsten Temperaturen, wobei eine gewisse Abhängigkeit beider voneinander insofern besteht, als wenn die eine stark variiert, die andre es weniger tut und umgekehrt, was ja mathematisch zu erwarten ist. Im ganzen aber lehren die Relationen wenig wegen der Zellvergrößerung, die bei hohen Temperaturen auftritt.

Anders ist es mit den Oberflächenvolumrelationen zwischen Kern und Nucleolus, da hier Vacuolisation nur gering störend wirkt.

Die Relation, die das Nucleolusvolumen auf die Kernoberfläche bezogen ausdrückt, steigt hier mit der Temperaturerhöhung sehr bedeutend. Die Beziehuug zwischen Oberfläche des Nucleolus und Kernvolumen nähert sich hingegen weit mehr der Konstanz. Bezüglich der allgemeinen Auseinandersetzungen über die Beurteilung derartiger Quotienten, muß ich meine Arbeit über die cytologischen Verhältnisse bei Cladoceren zu vergleichen bitten.



Kurventabelle 5. Nucleolus-Kernrelation.

——— *Phaseolus*, Urmeristem.
— — — *Zea*, große Gefäßzellen.
····· *Phaseolus*, Plerom.
—·—·— *Helianthus*, Dermatogen.
—··—·· *Zea*, Plerom.
|—|—| *Phaseolus*, Dermatogen.

7. Von Interesse ist endlich das Verhalten der spezifischen Kernoberfläche, d. h. der Größe der Oberfläche, die auf die Volumeinheit des Kernes entfällt. Es ist klar, daß diese Relation die Austauschbeziehungen zwischen Kern und Plasma gerade hinsichtlich des vacuolisierten Plasmas besser widergibt als die Relation zwischen Zellvolumen bzw. Oberfläche und Kernvolumen bzw. Oberfläche. Es ist klar, daß bei gleichbleibender Form die spez. Oberfläche mit sinkender Kerngröße

abnehmen muß, also die Austauschbeziehungen bessere werden. In diesem physiologischen Sinne ist wohl auch die Verminderung der Korngröße bei Erhöhung des Stoffwechsels mit der Temperatur zu interpretieren[1]). Die Vergrößerung dieses Quotienten gelegentlich des sekundären Kernwachstums mit höchsten Temperaturen jedoch kann nicht auf diese Weise durch Berücksichtigung der Stoffwechselbedingungen erklärt werden, sie stellt, wie früher schon bemerkt, eben eine anormale, auf Grund von Veränderungen des spezifischen Stoffwechsels stattfindende Gleichgewichtsverschiebung dar.

V. Allgemeines über cytologische Gleichgewichte und deren Verschiebung mit der Temperatur[2]). Optimumkurven und Temperaturkoeffizienten.

Es fragt sich, darf man sogenannte Temperaturkoeffizienten, d. h. Größen, die den Grad der Beschleunigung von Geschehnissen bei einer Temperaturerhöhung von 10° angeben und die man allgemein mit dem Ausdruck Q_{10} (R.-G.-T.-Regel nach Kanitz) bezeichnet[3]), auch für Veränderungen cytologischer Maßbeziehungen bzw. Größen, die Temperaturvariable darstellen, aufstellen, und was bedeutet die Aufstellung derartiger Temperaturkoeffizienten für die Verschiebung cytologischer Gleichgewichte? Temperaturkoeffizienten pflegt man zunächst im Anschlusse an Van't Hoff für die Beschleunigung chemischer Reaktionen, dann überhaupt für alle Vorgänge und Gleichgewichtseinstellungen meßbarer Geschwindigkeit, die sich temperaturvariabel erweisen, aufzustellen. In zweiter Linie aber kann man natürlich auch für temperaturbedingte Zustandsänderungen derartige Koeffizienten ausrechnen, bei denen also nicht Geschwindigkeiten verglichen werden, sondern absolute oder relative Werte irgendeiner Zustandseigenschaft. In diesem Sinne kann man von Temperaturkoeffizienten der inneren Reibung des Wassers sprechen. Endlich könnte man auch für die Verschiebung eines Gleichgewichtes, wobei die irgendwie gemessene Zu- oder Abnahme einer Komponente der Berechnung zugrunde gelegt wird, Temperaturkoeffizienten berechnen. Es ist klar, daß die Temperaturkoeffizienten, die wir etwa für die Verschiebung der Korngröße oder Kernplasmarelation mit der Temperaturveränderung aufstellen können, in die letzte Gruppe möglicher Koeffizienten gehören.

[1]) Vgl. Verworn, Theorie der Teilungsursache der Zelle und meine Arbeit im Arch. f. Zellf. 1916.

[2]) Vgl. Hartmann, Arch. f. Zellf. XIV. 1916.

[3]) Bezüglich Literatur vgl. Kanitz 1916; Spiro, Handbuch der Biochemie; Kanitz, Handbuch der Biochemie.

In nachstehender Tabelle 13 habe ich die besprochenen Q_{10}-Werte für einige Temperaturintervalle berechnet. Es geben also diese Koeffizienten an, um wievielmal innerhalb des gegebenen Temperaturintervalls

Tabelle 13.

Temperaturkoeffizienten temperaturvariabler cytologischer Verhältnisse.

	Temperaturintervall °C	Volumen		Oberfläche		Kern-Plasmarelation	Nucleolus-Kernrelation
		Kern	Nucleolus	Kern	Nucleolus		
Pisum, Plerom	8–18	1,7	1,7	1,4	1,5	1,19	1,3
	26–37	– 2.0	– 1,1	– 1,3	1,2	– 1,4	1,8
	8–37						1,7
Pisum, Dermatogen	8–18	2,1	2,2	1,7	1,9	1,3	1,08
	18–37	– 1,1	1,2	– 1,08	1,15		1,3
	26–36	– 1,4	1,0			– 1,1	1,3
Helianthus, Dermatogen	8–18	1,6	2,0	1,4	1,6	1,0	1,2
	18–37	1,26	1,4			1,39	1,18
	31–41	– 1,5	– 1,1	– 1,3	– 1,06	1,4	1,3
	8–37	1,3	1,6	1,33	1,64	1,2	1,2
Phaseolus, Dermatogen	8–18	1,5	1,75	1,25	1,45		1,3
	18–37	1,18	1,48			1,23	1,3
	31–41		1,6	1,04	1,4	1,3	1,5
	8–37	1,26	1,6	1,14	1,35	1,1	1,27
Phaseolus, Plerom	8–18		1,1				1,2
	18–37	1,24	1,9			1,2	1,48
	31–41	1,9	4,3	1,4	2,0	1,6	2,4
	8–37	1,13	1,5	1,06	1,26	1,1	1,7
Phaseolus, Vegetationspunkt	8–18	1,4	2,8	1,25	2,0	1,1	1,9
	18–37	1,2	2,0			1,14	1,5
	31–41	1,2	1.2	1,1	1,2	1,3	1,0
	8–37	1,29	2,2	1,2	1,6	1,14	1,6
Zea, große Gefäßzellen	11–18	1,6	3,0	1,39	2.3	1,1	1,9
	11–31	1,46	1,9	1,3	1,57	1,26	1,3
	31–41		1,7			1,20	1,4
Zea, Plerom	11–18	1,44	3,0	1,25	2,1	1,1	2,2
	11–31	1,3	1,7	1,2	1,4	1,4	
	31–41	– 1,45		– 1,3		1,5	1,8
Zea, Dermatogen	11–18	1,3	4,6	1,2	2,9	1,1	2,6
	11–31	1,3				1,1	1,6
	31–41	– 1,3	1,9			1,7	2,5

die betreffende Größe, sei es Volumen, Oberfläche oder ein Quotient bei einer Temperaturerhöhung bzw. -verminderung um 10° verkleinert bzw. vergrößert wird. Da der Nucleolus nicht nur absolut, sondern auch relativ bedeutend temperaturvariabel ist, so sind seine Temperaturkoeffizienten im allgemeinen am größten. Auch die negativen Koeffizienten bewegen sich in derselben Größenordnung, und es bedeutet ihre Negativität, daß jetzt die betreffende cytologische Größe die inverse Veränderung bei gleichsinniger Temperaturveränderung erfährt. Da die Oberflächen der Zellkomponenten natürlich eine geringere Variationsamplitüde haben als die Volumina, so sind auch ihre Temperaturkoeffizienten entsprechend geringer. Es ist daher bei Angabe von Temperaturkoeffizienten für die Temperaturvariation cytologischer Größen immer anzugeben, ob es sich um Lineardimensionen, Flächen oder Volumina handelt. Als am besten bzw. einzig brauchbar sind für die Berechnung derartiger Koeffizienten natürlich Volumrelationen zu bezeichnen.

Es seien hier noch andre Temperaturkoeffizienten der Temperaturvariation cytologischer Maße, berechnet nach den Zahlen andrer Autoren, angeführt. Nach Popoffs Zahlen berechnet sich für das Infusor *Frontonia leucas* als Temperaturkoeffizient der Kernplasmarelation 1,17 und 1,24, für *Dileptus gigas* 1,06, für deren Zellvolumen 1,4—2,3, für das Kernvolumen 1,5—3,1. Nach Rautmann für die Kernplasmarelation von *Paramaecium* 1,6—1,3, für das Kernvolumen 1,66, für das Zellvolumen 1,32. Aus Erdmanns Tabellen für die Furchung und Organbildung der Seeigeleier ergeben sich zu Anfang der Entwicklung nur sehr geringe Temperaturkoeffizienten, was ohne weiteres dadurch erklärt wird, daß, wie in der Einleitung schon betont, sich die temperaturbedingten Unterschiede in Kern und Zellgröße erst im Laufe der Furchung, d. h. Zellteilung heranbilden können. Für spätere Stadien berechnet sich Q_{10} für das Zellvolumen im Mittel 2,7, für das Kernvolumen 2,4—3,0, der das Chromatin 2,2—3,6. Ähnlich hohe Werte berechnen sich nach Marcus für die Seeigeleier.

Wir sehen also, daß die Temperaturvariation cytologischer Elemente bei Protozoen innerhalb derselben Größenordnung liegt wie in unsern Experimenten, daß hingegen bei sich entwickelnden Embryonen die Temperaturabhängigkeit eine viel bedeutendere ist.

Ein Vergleich der Kurven sowie der Koeffizienten ergibt nun, daß die temperaturbedingte Veränderung sich innerhalb niederer Temperatur stärker bemerkbar macht als bei mittleren und höheren; bei höchsten Temperaturen findet dann bei manchen cytologischen Größen eine starke, jedoch negative Zunahme der Koeffizienten statt. Dieses Verhalten tritt besonders in den Kurven für das Zell- und Kernvolumen und in einigen

Kernplasmarelationskurven klar zutage. Der Kurvenverlauf ist anfangs steil, wird dann flacher, um durch eine Indifferenzzone zu gehen und dann bei hohen Temperaturen steil anzusteigen.

Der Kurvenverlauf ist also, was das Verhalten des zweiten Teiles betrifft, auffallend dem ähnlich, der auch für physiologische Funktionen aufgestellt werden kann. Inwiefern läßt sich nun eine Beziehung zwischen beiden Temperaturvariationen aufdecken? In dieser Beziehung muß zunächst eingehender auf die Vorstellungen eingegangen werden, die bezüglich der Abhängigkeit physiologischer Vorgänge von der Temperatur in neuerer Zeit entwickelt worden sind[1]). Früher war man geneigt, die Abnahme der Größe der Temperaturkoeffizienten mit steigender Temperatur — die weitaus beträchtlicher sind als sie nach den rein physikalischen Gleichungen von Arrhenius, nach dem Temperaturkoeffizienten proportional der absoluten Temperatur abnehmen, zu erwarten ist, — als einen Summationseffekt aufzufassen, derart, daß überhaupt die Werte von Q_{10} nicht auf einheitliche Prozesse sich beziehen, sondern nur der Ausdruck einer Kombination zahlreicher Einzelprozesse wären, deren verschieden starke Beeinflussung durch Temperaturerhöhung natürlich als Summationseffekt einen variablen Mittelwert für Q_{10}, eben den tatsächlich gemessenen erzeugt. Im Gegensatz zu dieser Auffassung ist, besonders von Blackman betont und von Pütter dann in ausführlicher Diskussion gezeigt worden, daß wir gezwungen sind, anzunehmen, daß die für einen Prozeß tatsächlich gefundenen Temperaturkoeffizienten nicht Summationseffekte sind, sondern die Temperaturkoeffizienten physikalisch-chemischer Einzelprozesse, die, in den einzelnen Temperaturintervallen verschiedene, als jeweils langsamste, also begrenzende Faktoren die Gesamtgeschwindigkeit des ganzen physiologischen Vorganges bestimmen. So erklären sich ungezwungen die oft kolossalen Unterschiede der Q_{10}-Werte desselben Prozesses bei hoher und niederer Temperatur, die oft zwischen 16 und 1,8 schwanken können. Die Verlangsamung physiologischer Prozesse bei höchsten Temperaturen kann jedoch dadurch nicht erklärt werden. Wie schon andre Autoren, so nimmt auch Pütter eine schädigende Wirkung der hohen Temperaturgrade an, die jedoch erst als sekundäre Wirkung sich manifestiert, denn durch Matthaei, Blackmann und andre Autoren ist gezeigt worden, daß primär die meisten physiologischen Funktionen kontinuierlich mit Temperaturerhöhung eine Steigerung ihrer Ablaufgeschwindigkeit erfahren, nur macht sich bei höheren

[1]) Bezüglich der Literatur verweise ich auf Pütter, Jost, Matthaei, Blackman, Kanitz, Kujiper.

Temperaturen eine schädigende Wirkung schon nach so kurzer Zeit bemerkbar, daß, wenn man die Geschwindigkeitsmessung auf Grund länger dauernder Beobachtung anstellt, man eine Verzögerung hinsichtlich der Messungsresultate bei niederer Temperatur erhält. Auch die starke Abnahme der Temperaturkoeffizienten mit Temperaturerhöhung, die schon lange bevor eine Verzögerung der Geschwindigkeit stattfindet, eintritt, läßt sich, wie Pütter zeigt, auf das schon frühzeitige Einsetzen einer sogenannten Gegenreaktion — eben einer schädigenden Wirkung hoher Temperatur bei längerer Versuchsdauer — zurückführen, die in der Anhäufung von Stoffwechselprodukten infolge ungenügender Verbrennung oder abnormer Reaktionen besteht und deren Temperaturkoeffizient selbst ein sehr hoher und in Anbetracht der gesamten physiologischen Funktion, die untersucht wird, natürlich ein negativer ist. Durch diese Gegenreaktion wird nun, je höhere Temperaturen betrachtet werden, um so mehr die Beschleunigung der physiologischen Funktion vermindert; schließlich aufgehoben und negativ gemacht.

Zur Nutzanwendung dieser physiologischen Betrachtung auf unser Gebiet müssen wir uns fragen: In welchem Sinne haben wir den temperaturbedingten Ablauf unsrer cytologischen Kurven aufzufassen? Nach Pütter sind wir gemäß dem Prinzip der begrenzenden Faktoren (»limiting factors« nach Blackman) berechtigt, aus der Größe der jeweiligen Temperaturkoeffizienten physiologischer Prozesse innerhalb eines bestimmten Temperaturintervalls auf die Art der die Größenordnung der Beschleunigung des physiologischen Vorganges jeweils bestimmenden physiko-chemischen Prozesses rückzuschließen. So deuten z. B. die hohen physiologischen Koeffizienten bei niederer Temperatur, die um 8,0 herumliegen, auf die Permeabilität für Sauerstoff als jeweils begrenzenden, d. h. langsamsten temperaturvariablen Faktor hin, bei mittleren Temperaturen, die einen Koeffizienten um 2,0 herum aufweisen, kann man als bestimmend die chemische Reaktionsbeschleunigung, deren Wert etwa 2,0 ist, annehmen. Bei höchsten Temperaturen endlich deutet das starke Absinken von Q_{10} bzw. die schließliche Verlangsamung der physiologischen Prozesse auf eine Gegenreaktion hoher Temperaturbeschleunigung hin und zwingt uns demgemäß, schädigende Temperaturwirkung im Sinne irgendwelcher Stoffwechselproduktanhäufungen mit einem Temperaturkoeffizienten etwa 16,0 anzunehmen.

Dürfen wir nun auch in unserm Falle etwa die Verschiebung cytologischer Gleichgewichte gemäß ihren Temperaturkoeffizienten in Zusammenhang mit physikalisch-chemischen Beschleunigungen, wie es Pütter getan hat, bringen? So z. B. würde die Diffusion und die auf ihre Be-

schleunigung zurückgehende Kataylse mit Temperaturkoeffizienten zwischen 1,22 und 1,28 sich in derselben Größenordnung bewegen wie unsre meisten cytologischen Temperaturkoeffizienten. In manchen Fällen würde auch die Permeabilitätssteigerung für Wasser oder Traubenzucker, deren Messung wir für Erythrocyten mit einem Temperaturkoeffizienten um 2,25 Masing, für Pflanzenzellen mit einem solchen von 3,5 bzw. 2,26 Ysselberghe und Tröndle verdanken, in Parallele mit unsern Temperaturkoeffizienten zu setzen sein.

Ich glaube jedoch, daß derartige Rückschlüsse wie überhaupt die Anwendung der Pütterschen Theorie der begrenzenden Faktoren für die Erklärung cytologischer Temperaturkoeffizienten bzw. Kurven ganz unstatthaft ist, und daß hier die Theorie, die sich auf Summationseffekte der ineinandergreifenden Einzelprozesse beruft, wodurch man früher auch die wechselnden Koeffizienten physiologischer Prozesse zu erklären können meinte, vollends im Rechte ist. Denn wir vergleichen nicht Geschwindigkeiten physiologischer Prozesse, nicht den Vorgang einer Gleichgewichtseinstellung, sondern die Größenwerte stationärer Gleichgewichte selbst. Ob der Stoffaustausch z. B. zwischen Kern und Plasma durch irgendwelche Verhältnisse mit der Temperatur verzögert bzw. beschleunigt wird, kann, da nur die Geschwindigkeit des Austausches, nicht aber das Ineinandergreifen der physiologischen Prozesse selbst verändert wird, nie das Gleichgewicht selbst verlagern. Die jeweilige Größe einer cytologischen Komponente ist das Resultat einer Wechselwirkung und eines komplizierten Ineinandergreifens zahlreicher Prozesse, die aufbauend oder abbauend, aufnehmend oder abgebend in der relativen Intensität gegeneinander die Größe und Ausbildung des Gesamtsystemes bestimmen. Die Änderung der Geschwindigkeit des Ablaufes eines Prozesses vermag niemals allein, sondern nur dadurch eine cytologische Veränderung zu bewirken, daß dadurch auch das Gleichgewicht mit andern Prozessen gestört und verändert wird. Der Verlauf der Kurven, die nur das absolute oder relative Verhalten cytologischer Komponenten bei Temperaturänderung veranschaulichen, sowie die entsprechenden Temperaturkoeffizienten geben uns also nur ein Maß der Gleichgewichtsverschiebung zwischen Assimilation und Dissimilation im allgemeinsten Sinne des Wortes an. Q_{10} gibt uns also nicht den Grad der absoluten Veränderung eines Prozesses an, sondern zeigt nur in relativer Weise an, um wieviel Prozesse in einer Richtung mehr verändert werden als andre Prozesse, wodurch das Gleichgewicht untereinander verändert wird. Q_{10} ist also nicht einfacher, sondern komplexer Natur und natürlich überhaupt

der Kurvenverlauf cytologischer Komponenten. Man kann also im Gegensatz zu physiologischen Prozessen, deren Temperaturabhängigkeit in neuerer Zeit eine andre Wertung gefunden hat, für cytologische Gleichgewichte und Komponenten tatsächlich im wahrsten Sinne des Wortes eine Optimumkurve im Sinne von Sachs, Optimum rein im mathematischen Sinne einer Optimumkurve, aufstellen. Dies gilt besonders für Zelle, Kern und Kernplasmarelation.

Endlich sei hier noch auf eine fundamentale Beziehung zwischen Zelldifferenzierung, Kern- und Plasmawachstum und Gesamtwachstum der Wurzel unter dem Einfluß verschiedener Temperaturbedingungen hingewiesen.

Auf den Parallelismus der bei höchsten Temperaturen ziemlich plötzlich einsetzenden Zellvacuolisierung und Plasmaschwund und der gleichzeitig stattfindenden Zellvolumvermehrung, als sich gegenseitig wie Ursache und Wirkung verhaltend, wurde schon aufmerksam gemacht. Es ist nun auffallend, daß ziemlich bei derselben Temperaturhöhe auch ein Umschlag des Kurvenverlaufes für die Kernplasmarelation erfolgt. Offenbar sind es dieselben Veränderungen des Stoffwechsels, die einerseits Vacuolisation und Plasmaabnahme der Zelle, anderseits eine Volumzunahme des Kernes und damit Vermehrung der Kernplasmarelation bewirken. Alle diese cellulären Erscheinungen stehen nun bezüglich ihres Eintretens in auffallendem Parallelismus zur Wachstums- bzw. Keimungsgeschwindigkeit der Sämlinge. Diese erfolgt nämlich, soweit meine rohen Messungen das zu entscheiden erlauben, etwa bei 30° am schnellsten. Die Verzögerung bei weiterer Temperaturerhöhung, die im Sinne Pütters als Wirkung einer Gegenreaktion durch abnormale Veränderung des Stoffwechsels, Anhäufung von Stoffwechselprodukten zu deuten ist, äußert sich gleichzeitig cytologisch sowohl in der allgemeinen Zelldifferenzierung und Zellgröße als auch speziell in der Kerngröße und Kernplasmarelation. Das Auftreten von Plasmavacuolen und Plasmaschwund, die Erhöhung des Wassergehaltes des Kernes: alle diese Erscheinungen haben wir auf überhandnehmende Dissimilationsprozesse und Stoffwechselproduktanhäufung zurückgeführt. Es gelangt also die cytologische Analyse und physiologische Betrachtung des Gesamtvorganges (Wachstum) zu derselben Vorstellung, die cytologische Analyse und Messung zeigt unmittelbar im mikroskopischen Bilde die cytologischen Parameter physiologischer Stoffwechselveränderungen, und der auffallende Parallelismus aller Erscheinungen findet nur so seine Erklärung.

VI. Einfluß der Temperatur auf die feinere Differenzierung und Struktur der Zellen. — Chromosomengröße.

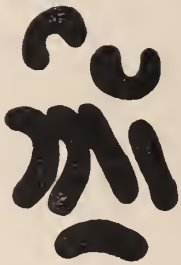
Obgleich es nicht meine Aufgabe sein kann, irgend mich in die Diskussion der cytologischen Wertung der verschiedenen Kern- und Plasmastrukturen einzulassen, so möchte ich dennoch an der Hand sorgfältig ausgeführter, gar nicht retuschierter Mikrophotographien, die als allein vollkommen objektive Belege angesehen werden können, den Einfluß verschiedener Entwicklungstemperatur auf den Charakter der feineren Zellstruktur besprechen.

An mit Formol fixierten und mit Saffranin gefärbten, bei maximaler Temperatur gezogenen Wurzelspitzen findet man oft ganze Zellreihen im Meristem teilweise von dichtem, völlig homogenem und stark saffranophilem Plasma erfüllt. Das Plasma hat augenscheinlich unter dem Einfluß hoher Temperatur eine schon ans Pathologische grenzende Verfestigung und Homogenisierung erfahren, ist also nucleolusähnlich geworden. Es ist interessant, daß wir auf Grund von Beobachtungen Miehes bei durchtretenden Kernen deren Gesamtmasse durch den Druck beim Hindurchzwängen durch die Saftspalten homogen und offensichtlich dichter und ganz wie achromatische Nucleolen färbbar wird annehmen müssen, daß für die Speicherung spezifischer Farbstoffe auch physikalische Momente maßgebend sind. Im Anschlusse an die Erfahrungen Miehes ist also den Nucleolen und in unserm Falle dem saffranophilen Plasma einzelner Zellen bei maximaler Kulturtemperatur eine festere, wasserärmere, mehr homogene, also nicht wabige Struktur zuzuschreiben. Da wir durch Lepeschkins interessante Untersuchungen wissen, daß lebendes Plasma schon bei mittleren Temperaturen, wenn auch in langsamem Tempo, eine teilweise Koagulation erfährt, also dauernde Erneuerung notwendig ist, diese Koagulation bei hohen Temperaturen stark beschleunigt wird, so daß Ersatz nicht genügend rasch erfolgen kann, so können wir in den oben charakterisierten Plasmapartien ziemlich weitgehend koagulierte und denaturierte, also eventuell teilweise gar nicht mehr als lebend anzusprechende Plasmapartien erblicken.

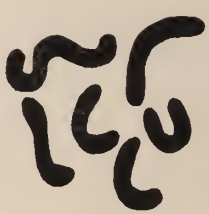
Was die Kernstruktur betrifft, so läßt sich am besten an Sublimat-Eisenhämatoxylinpräparaten konstatieren, daß bei niederer und mittlerer Temperatur die Kernstruktur viel gröber granulär ist als bei hoher, bei höchsten Temperaturen ist endlich die Kernstruktion überhaupt mehr homogen. Ein Vergleich der Mikrophotographien Taf. X, Fig. 27, 35, Taf. XI, Fig. 37, 40 mit Taf. X, Fig. 29, 36, Taf. XI, Fig. 39, 42 zeigt die Verhältnisse ganz gut. Feinere Chromatinverteilung ist bei Erhöhung

der funktionellen Tätigkeit schon oft beobachtet und als wesentlich betont worden und auch von mir bei Amphibien bei Temperaturerhöhung beobachtet und als funktionelle Anpassung gedeutet worden. Besonders lehrreich ist folgendes Experiment. Überträgt man bei 36° C. gewachsene Maiswurzeln in niedere Temperaturen (6° C.), wo fast kein Wachstum mehr stattfindet, so kann man nach einigen Tagen ziemlich beträchtliche Zunahme des Kernvolumens feststellen, das offenbar, da Zellteilungen nicht erfolgen, teilweise auf Wasseraufnahme zurückzuführen ist, dafür sprechen auch die feineren Strukturverhältnisse. Bei hoher Temperatur sind die Kerne mehr homogen (Taf. XI, Fig. 43), also offenbar mit sehr fein verteiltem Chromatin versehen, bei niederer tritt eine ausgesprochen granuläre Kernstruktur ein (Taf. XI, Fig. 44). Offenbar sind die bei hoher Temperatur durch intensiven Stoffwechsel gebildeten osmotisch-aktiven Stoffe bei Behinderung der Massenzunahme lebender Substanz und Wachstum in der niederen Temperatur im Sinne einer Wasseraufnahme tätig.

Was die Chromosomen betrifft, so sind dieselben im Diasterstadium mittlerer Temperatur entschieden bedeutend dünner als in niederen Temperaturen (Textfig. 1 und 2), bei höchsten Temperaturen scheinen sie



Textfig. 1.
Pisum, Chromosomen aus Dermatogenzellen.
Kultur bei 8,5° C.
Vergr. 940fach.



Textfig. 2.
Pisum, Chromosomen aus Dermatogenzellen.
Kultur bei 26° C.
Vergr. 940fach.

etwas an Volumen zuzunehmen (durch Quellung?), jedoch bleiben sie noch immer dünner (Taf. XI, Fig. 45, 46). Eine Volumvermehrung der Chromosomen bei hohen Temperaturen findet Schrammen.

An den Kernen der Wurzelhaube finden sich bei mittlerer und hoher Temperatur bei *Zea*, besonders auch bei *Pisum*, nach Sublimatfixierung und Färbung mit Eisenhämatoxylin ziemlich häufig Bilder, die nur im Sinne einer Substanzabgabe (Chromatinausstoßung) aus den Kernen gedeutet werden können. In den durch die Plasmavacuolenwände mannig-

faltig eingefalteten und vieleckigen Kernen findet man fast immer an der Spitze der Kernausbuchtungen größere und kleinere körnige Chromatinansammlungen, die sich mit Eisenhämatoxylin intensiv schwarz, mit Ehrlichschem Triacid nach Art der Chromosomen (stahlblaugrün) färben. Diese Ansammlung der Massen gerade in den Kernausstülpungen muß jedenfalls einen physikalischen Grund haben, und man wird bei Betrachtung dieser Bilder unmittelbar an Figuren erinnert, die Macallum von der Lokalisation und Anhäufung des mikrochemisch nachgewiesenen Kaliums in Pflanzenzellen (*Spirogyra*) gibt. Dieser Stoff geht nämlich als die Oberflächenspannung des Plasmas erniedrigend in dessen Oberfläche hinein, und zwar demgemäß gerade an der Plasmaoberfläche, deren Oberflächenkrümmung am größten ist (also bei den Algen z. B. an den Copulationsschläuchen). Offenbar sind in unserm Falle ähnliche Faktoren maßgebend, bezüglich deren genauerer Analyse auf die Arbeit von Macallum zu verweisen ist.

Ob derartige Bilder überhaupt im Sinne einer Chromatinausstoßung[1]), eventuell in fester Substanz, gedeutet werden dürfen, will ich hier nicht untersuchen, nur scheint mir, daß, vorausgesetzt man überhaupt aus cytologischen Bildern, die nur fixierte Momente fließender zellphysiologischer Prozesse darstellen, auf physiologische Vorgänge schließen darf — worüber man das interessante Werk Schaxels[2]) einsehen möge —, wir hier tatsächlich in obigem Sinne die Bilder zu deuten berechtigt sind. Dann ist auch klar, daß gerade bei mittleren und höheren Temperaturen, also bei gesteigertem Stoffwechsel und erhöhter Geschwindigkeit der Umwandlung von Zelle und Kern in alte Calyptrazellen, die offenbar normalerweise mit Verminderung des Chromatingehaltes der Kerne verbunden ist, dieser Vorgang beobachtet wird. Diese Chromatinausstoßung beobachten wir niemals bei niederen Temperaturen, wo sich infolge der geringeren Stoffwechselenergie das alles unauffällig vollzieht.

Bezüglich der genaueren Besprechung und unsrer Erfahrungen auf botanischem Gebiet über Chromatinausstoßung verweise ich auf Němec (1910).

Zuletzt sei noch auf das Verhalten der Plasmastruktur kurz zurückgekommen.

Nach Flemming-Fixierung und Eisenhämatoxylinfärbung lassen sich in allen Zellen der Wurzelspitzen distinkte schwarze Körner, Reihen von

[1]) Für die prinzipielle Möglichkeit der Abgabe fester und gelöster Stoffe aus dem Kern an das Plasma ist jedenfalls durch die Untersuchungen Derschaus und Stauffachers über Kernbrücken bedeutsames Tatsachenmaterial zutage gefördert worden.

[2]) J. Schaxel, Die Leistungen der Zellen bei der Entwicklung der Metazoen. Jena 1916.

solchen und Stäbchen verschiedener Länge nachweisen (vgl. besonders Taf. XI, Fig. 41), über deren Natur, ob Mitochondrien oder andre Bildungen, ich keine Meinung äußern will, obwohl mir ersteres wahrscheinlich scheint, da diese Bildungen nicht mit Sublimat fixierbar sind. Alle diese mit Eisenhämatoxylin färbbaren Plasmadifferenzierungen — mit Ehrlich-Biondi färben sie sich dunkelrot — sind nun allgemein bei niederen Temperaturen weit schlechter und weniger zahlreich ausgebildet als bei mittleren und höheren. Vergleicht man alte Calyptrazellen aus Wurzelspitzen von *Zea* bei hoher, mittlerer und niederer Entwicklungstemperatur, so findet man neben der Tatsache, daß der größte Plasmareichtum offenbar bei mittlerer Temperatur herrscht (Taf. XI, Fig. 38), die Ausbildung stark und distinkt färbbarer Körner, sowohl an Zahl als an Größe und Stärke der Färbung, bei den höchsten Temperaturen am besten. Hier ist also mit einer Reduktion der plasmatischen Grundsubstanz eine Vermehrung der distinkt färbbaren Einschlüsse verbunden. Auf die Erklärung gerade dieser Erscheinung soll zuletzt noch eingegangen werden. Die auffallende Zunahme der granulären Strukturen in Form distinkter Körner und Fäden[1]) bei hohen Temperaturen erkennt man gut aus Taf. X, Fig. 27—29, die ältere meristematische Dermatogenzellen von *Zea mays* veranschaulichen. Das gleiche zeigen die Fig. 30—32, Taf. X, die ganz vorne am Vegetationspunkt gelegene Dermatogenzellen zeigen. Die Granula sind bei niederer Temperatur entschieden spärlich, weniger intensiv gefärbt und nicht so distinkt, sondern mehr blaß und verwaschen als bei hohen Temperaturen.

Besonders auffallend bei hohen Temperaturen ist das Auftreten großer runder Körner (Taf. X, Fig. 32). Diese Körper, die offenbar eine gewisse Verwandtschaft mit den sog. extranucleären Nucleolen bei niederer Temperatur, wie sie als vorübergehende Erscheinung plötzlicher Abkühlung von Němec, Hottes, Schrammen beobachtet wurden, besitzen, sind in unserm Falle offenbar als typische und dauernde Erscheinung bei hohen Temperaturen zu betrachten und offenbar mit andern Zelleinschlüssen verwandt. Keinesfalls aber sind sie in meinen Experimenten, wie Němec fand, auf sich teilende Zellen beschränkt und schwinden nach der Teilung wieder.

Besonders beweisend für die Abhängigkeit der Ausbildung derartiger Plasmagebilde von der Temperatur sind Experimente, in denen Wurzel-

[1]) Diese Einschlüsse treten bei Ocularbetrachtung noch weit schärfer hervor, da sie scharf auf rotem Untergrunde erscheinen, während für die photographische Platte bei Gelbfilter der photochemische Unterschied von Schwarz und Rot sehr gering ist.

spitzen von *Zea mays* zuerst bei hoher Temperatur (36° C.) sich entwickeln gelassen wurden, worauf ein Teil fixiert und untersucht, der andre einige Tage bei niederer Temperatur gehalten wurde. Ist auch die Wirkung eines derartigen Temperatursturzes physiologisch nicht ohne weiteres mit der Wirkung derselben Temperatur zu identifizieren, wenn dieselbe vom Anfange der Keimung an wirkt, so ergibt doch das positive Ausfallen der Experimente, verbunden mit unsern andern Beobachtungen den einzigen unmittelbaren experimentellen Beweis für unsre Auffassung. Ein Vergleich der Fig. 43 mit Fig. 44, Taf. XI, in denen die erste die Wärmekultur, die zweite eine Wurzelspitze nach mehrtägiger Kultur bei niederer Temperatur darstellt, zeigt, daß in der Wärme der Reichtum des Plasmas an distinkten Granula ungeheuer viel reicher ist als in der Kälte, wo starke Verminderung stattfindet und das Plasma viel homogener wird.

Die Erklärung dieses Verhaltens ist offenbar in ganz derselben Richtung zu suchen wie die der saffranophilen einzelnen Plasmateile bei maximaler Temperatur nach Formolfixierung, die früher besprochen wurden. Lepeschkin ist auf Grund seiner Koagulationsexperimente und allgemeiner Anschauungen über die physiologische Denaturierung und Koagulation der Protoplasmaeiweißkörper im normalen Stoffwechsel geneigt, die trüben granularen Einschlüsse des hyalinen Plasmas, die die Farbstoffe stark speichern, während das eigentlich lebende Plasma das nicht tut, als Zersetzungs- und Umwandlungsprodukt der farblosen und homogenen Plasmaeiweißkörper aufzufassen, so daß, weil das Eiweiß autogene Koagulation und Denaturierung als Alterserscheinung, also begrenzte Stabilität zeigt und sich demgemäß dauernd in granulöse Massen umwandelt, es dauernd erneuert werden muß. Diese Zersetzung und Umwandlung des lebenden Plasmas als deren Produkte offenbar Lecithalbumine und andre Stoffe entstehen, wird durch erhöhte Temperatur kolossal beschleunigt, und da der Neuaufbau der verbrauchten Plasmateile nicht gleichermaßen ansteigt bzw. die Wegschaffung der zersetzten Eiweißstoffe jetzt nicht schnell genug erfolgt, so muß bei höherer Temperatur der Prozentsatz des Gesamtplasmas an solchen koagulierten und zerfallenen Eiweißkörpern zunehmen. Lepeschkin faßt nun z. B. die Mitochondrien und andre granulöse, stark färbbare Plasmaeinschlüsse in diesem Sinne auf, und so wäre eine Vermehrung färbbarer Plasmaeinschlüsse in meinen Experimenten theoretisch zu erwarten und liefern anderseits meine Befunde eine Bestätigung der Schlußfolgerungen Lepeschkins.

Durch die Untersuchungen der Schule Nussbaums (Lemberg) ist nachgewiesen worden, daß die mitochondrienartigen Bildungen lipoidartige Stoffe sind, sie werden daher auch ausschließlich von Lipoidfixantien

in den Präparaten zur Darstellung gebracht. Da sich die Einschlüsse in meinen Präparaten ebenso verhalten, so ist auch für sie Lipoidnatur wahrscheinlich, zugleich ist die Identität aller dieser Bildungen (die sich übrigens untereinander sehr wohl verschieden verhalten können) mit den plasmatischen Eiweißderivaten Lepeschkins sehr wahrscheinlich, denn auch diese sollen Lecithalbumine (also Stoffe mit lipoidem Charakter) sein. Jedenfalls zeigen diese Ergebnisse, daß durch weitere Experimente[1]) mehr und Positiveres über die Natur, Bedeutung und Herkunft und physiologische Rolle der Mitochondrien und der verwandten Zelleinschlüsse zu erfahren sein wird, als durch bloße morphologische Betrachtung, zumal wenn sich an diese noch weitgehende Spekulationen im Sinne einer Zuschreibung mannigfaltigster Funktionen und selbst spezifischer Bedeutung für die Vererbung (!) anschließt, ein Vorgehen, welches mit gutem Rechte Lundegård als gemäß einem apriorischen Prinzipe unsrer Vernunft, das darauf hinausläuft, für jede Funktion und komplexe Erscheinung gleich einen morphologischen Träger und Überträger auffinden zu wollen, zustande kommend kennzeichnet und verurteilt.

VII. Über den Einfluß des Temperaturwechsels auf die ruhenden Kerne des Dauergewebes.

(Experimente an *Allium* und *Elodea*.)

1) *Allium cepa*.

Die angewandte Untersuchungsmethodik bietet den großen Vorteil, daß individuelle Schwankungen ausgeschaltet werden, da der Einfluß geänderter Temperatur an ein und demselben Exemplar untersucht wurde. Von möglichst großen Zwiebeln, die bisher in niederer Temperatur (6°—7° C.) gelagert hatten, wurden ganz schmale, an der Peripherie etwa 2 cm breite Sektoren herausgeschnitten, der Schnitt jedoch nur so tief geführt, daß von dem Zwiebelblatt, dessen Epidermis untersucht werden sollte, ein Sektor herausgeschnitten wurde, und zwar wurde immer das dritte Blatt von außen gerechnet gewählt. Nachdem die Epidermis (äußere und innere) dieses Blattstückes abgezogen worden war, wurden alle herausgeschnittenen Stücke wieder an Ort und Stelle gebracht, um das Vertrocknen der übrigen Zwiebel bei hoher Temperatur möglichst zu verhindern, hierauf die ganze Zwiebel in feuchtes Papier eingeschlagen und in wasserdampfgesättigtem Raume bei der betreffenden höheren

[1]) Vgl. auch die Experimente von Amma, wo sich gleichfalls die Ausbildung plasmatischer Differenzierungen (der Ectosomen) durch äußere, den Stoffwechsel spezifisch beeinflussende Faktoren (Sauerstoffzunahme bzw. Co_2-Einwirkung) verändern ließ. Vgl. außerdem die interessante Arbeit von Löwschin.

Temperatur, also 30° bzw. 42°, im Thermostaten gehalten. Nach bestimmter Zeit der Temperatureinwirkung wird dann wieder ein bisher intaktes Zwiebelstück derselben Zwiebel sektorenförmig abgeschnitten, dessen Epidermis wie früher in Alcohol absolutus fixiert und hierauf wieder alles an Ort und Stelle gebracht usw. Diese Operation kann so lange wiederholt werden, bzw. wenn jeden Tag ein neues Zwiebelstück abgeschnitten wird, so viele Tage dauern, bis die ganze Zwiebel auf diese Weise in Sektoren zerlegt ist, womit der Versuch sein Ende findet. Da sich längs des Zwiebelmeridianes die Epidermiszellen etwas verschieden an Größe usw. verhalten, so wurden von innerer und äußerer Epidermis nur die äquatorialen Teile zur Untersuchung verwendet[1]).

Auf Grund dieser Methodik ist es nun möglich, den Einfluß der Temperatursteigerung an den Zellen und Kernen derselben Exemplare von Tag zu Tag der Dauer der Einwirkung zu verfolgen und auch streng morphologisch gleichwertige, gleichgroße Zellen miteinander zu vergleichen, da es dieselbe einheitliche Epidermis ist, die, sich um die ganze Zwiebelperipherie herumziehend, sukzessive unter dem Einfluß erhöhter Temperatur nach verschiedener Einwirkungsdauer untersucht wird.

Nur ein, allerdings gewichtig scheinender Einwand kann gemacht werden, und der betrifft den Umstand, daß durch die immer erneuten Verletzungen bedingte Wundreaktion in unkontrollierbarer Weise sich mit dem Temperatureinfluß kombinieren könnte, und so eventuelle Veränderungen an den Kernen zu gar keinen Schlüssen über den Anteil, den die Temperatur daran hatte, berechtigen würden. Nehmen wir als Maß der physiologischen Störung der Wundreaktion zunächst die Temperaturerhöhung, so scheint zum Unterschiede andrer Pflanzen sich bei der Zwiebel diese Wundreaktion nach Richards über die ganze Zwiebel auszubreiten. Durch die weitaus exakteren Untersuchungen von Tiessen ist jedoch einmal gezeigt worden, daß die thermoelektrisch gemessene Temperaturerhöhung weitaus geringer ist als Richards fand — im Mittel nur 0,04° C. unmittelbar an der Wundstelle —, weiters fand dieser Autor, daß der Temperaturabfall bei der Entfernung von der Wunde ein sehr starker ist, daß außerdem das Maximum der Temperaturerhöhung schon nach etwa einer Stunde nach der Verletzung stattfindet und nach im Mittel 1—1,5 Tagen vollkommen abgeklungen ist. Die thermoelektrisch nachzuweisende Wundreaktion ist also eng lokalisiert und bald vorübergehend. Da die zur Messung verwendeten Epidermisstücke in meinen Experimenten mindestens 1 cm von der Schnittfläche entfernt waren, so inter-

[1]) Bezüglich des morphologischen Baues der Epidermis vgl. Tangl, Miehe.

essieren uns nur jene Angaben, die sich auf die Ausbreitung der morphologisch faßbaren Wundreaktion betreffen.

Nach Miehe findet vollkommene traumatrope Kernumlagerung nur in der ersten Zellreihe statt. Tangl, der genaueste Angaben über die Ausbreitung der Wundreaktion macht, findet als äußerste Grenze der traumatropen Plasmaansammlung 0,5 mm, die Kernumlagerung findet schon früher ihr Ende. Es ist also so viel sicher, daß die in Plasma- und Kernverlagerung sich äußernde Wundreaktion sehr bald verklingt, demnach in unserm Falle die Distanz der Kerne, die gemessen wurden, von der Wundfläche viel zu groß ist, um die bei Temperaturerhöhung zu beobachtenden Veränderungen als Wundreaktionen aufzufassen.

Um alle möglichen Einwände zu beseitigen, habe ich selbst Experimente angestellt, die mir Aufschluß über den Grad und die Ausdehnung der Struktur und Größenänderung der Kerne an den Wundrändern geben sollten. Miehe führt als charakteristisch bei *Allium* und *Hiacynthus* sehr deutliche Ansammlung und Verdichtung an der der Wunde zugewendeten Seite an, wo sich auch Färbungsunterschiede bemerkbar machen. Bei *Tradescantia* zeigen sich in den Kernen an der Wundstelle Substanzanhäufungen, die ganz denen bei der Teilung gleichen. Mitosen, wie sie Miehe beobachtet, habe ich nie gesehen.

Ich konnte nun folgende Wundreaktionserscheinungen, insofern sie die Kerne betreffen, bei Ausschluß von Temperaturveränderungen feststellen.

1. In vielen Fällen scheint die Chromatinstruktur der Kerne in allernächster Wundnähe etwas gröber zu sein.

2. Am Wundrande findet geringe Volumzunahme statt.

3. Chromatinausstoßung wie bei Temperaturerhöhung ist niemals zu finden.

4 In Wundnähe scheint der Nucleolus allgemein etwas an Volumen zuzunehmen und an Färbbarkeit zu verlieren (Quellung!). Die Anzahl der Vacuolen findet sich vermehrt. Diese Veränderung geht höchstens 1—2 mm weit.

Alle diese Veränderungen zeigen sich nur in unmittelbarer Wundnähe und sind keineswegs auch dort so bedeutend, wie die von Miehe beobachteten, was in Anbetracht des Umstandes, daß wir es hier mit vollkommen ruhendem, nicht funktionierendem Dauergewebe zu tun haben, verständlich ist.

Jedenfalls scheint mir aus alledem evident, daß bei der Entfernung von der Wundfläche, bei der meine Untersuchungen stattfanden, alle Veränderungen allein und ausschließlich auf die Wirkung der experimentell

erhöhten Temperatur zurückgeführt werden müssen, zumal da vielfach inverses Verhalten wie es für Wundreaktion beobachtet wird, stattfindet.

Nachfolgend nun die Ergebnisse der Temperaturexperimente bei 42° C. (Taf. XII, Fig. 49—56).

Tabelle 14.

Zwiebeln von *Allium cepa*, bisher gelagert in 6°—7° C., weiter kultiviert in 42° C.

Versuchsexemplar Nr.	Versuchsdauer in Tagen	Äußere Epidermis		Innere Epidermis	
		Kerndimensionen μ	Kernfläche μ^2	Kerndimensionen μ	Kernfläche μ^2
I.	0	20,2 × 20,2	320	27,1 × 23,1	521
	1	20,2 × 20,2	320	27,1 × 21,0	442
	3	17,4 × 17,4	237	23,7 × 18,3	345
II.	0	16,5 × 16,5	210	21,7 × 19,9	339
	1	15,4 × 15,4	185	19,5 × 17,7	270
	3	15,6 × 15,6	191	19,2 × 18,3	272
III.	0	16,2 × 16,2	205	29,5 × 26,8	624
	1	16,0 × 16,0	201	28,5 × 26,1	580
	3	15,0 × 15,0	176	27,9 × 24,6	537

1. Abnahme des Kernvolumens bis zum dritten Tage der Temperatureinwirkung. Von da ab scheint sich ein neues stationäres Gleichgewicht für das Kernvolumen eingestellt zu haben.

2. Verhalten der feineren Kernstruktur.

Vor Beginn der Temperatureinwirkung besitzen die Kerne fein granuläre Chromatinstruktur, die sich ebenso wie die vereinzelt sich findenden gröberen Chromatingranula mit Jodgrün färben. 1—2 große Nucleolen und außerdem einige ganz kleine kaum sichtbare, nur mit Jodgrün-Fuchsin nachweisbare Nucleolen.

Nach 24 Stunden der Einwirkung erhöhter Temperatur ist die Chromatinstruktur gröber, es findet Zusammenballen kleinerer Granula statt, und diese neugebildeten sowohl als die schon früher vorhanden gewesenen gröberen Chromatinmassen wandern an die Peripherie, wo sie die Kernkontur vorstülpen und offenbar, sei es in fester oder flüssiger Beschaffenheit, ausgestoßen werden (Taf. XII, Fig. 53). Um die großen Nucleolen, die deutliche Verkleinerung (selten durch enorme Vacuolisation Vergrößerung) zeigen, sieht man grobgranuläre Chromatinmassen. Anstatt der kleinen sind nur mehr basichromatische Massen vorhanden, die offenbar ausgestoßen werden. Offenbar sind diese Bilder im Sinne einer Um-

wandlung der Nucleolarsubstanz in Chromatin und dessen Entfernung aus dem Kern zu deuten.

Nach 72 Stunden ist die Chromatinstruktur wieder so wie anfangs, nur die Kerne entsprechend verkleinert. Von den kleinen Nucleolen ist gar keiner mehr, von den großen oft, nicht immer, noch ein kleiner stark vacuolisierter Rest vorhanden. An Stelle der Nucleolen offenbar basichromatische Massen. Keine Chromatinausstoßung findet mehr statt.

Ergebnisse der Temperaturexperimente bei 30° C. (Taf. XII, Fig. 57—60, Tabelle 15).

1. Das Kernvolumen nimmt in den meisten Fällen im Laufe fünftägiger Experimente etwas zu, in andern bleibt es mehr konstant. Das deutet auf die kombinierende Wirkung zweier Faktoren hin, die in inverser Weise die Kerngröße beeinflussen. Verkleinerung müßte nach der erhöhten Temperatur erwartet werden. Diese bewirkt jedoch hier offenbar eine starke funktionelle Tätigkeit im Sinne des Erwachens irgendwelcher Umsetzungen usw.; Funktion aber vergrößert die Kerne. Anderseits ist die Temperaturerhöhung doch zu gering, um entgegen dieser durch das Erwachen starker funktioneller Tätigkeit bedingten funktionellen Hypertrophie eine Kernverkleinerung zu bewirken, während dies höhere Temperatur (42°), wie wir früher sahen, sehr wohl vermag.

2. Die Nucleolen erleiden in 5 Tagen sehr starke Volumverkleinerung und oft völligen Schwund, diese Verkleinerung ist schon am 2. Tage bemerkbar. Eine vorübergehende Vergröberung der Chromatinstruktur kann am 2. und 3. Tage beobachtet werden. Chromatinausstoßung findet

Tabelle 15.

Zwiebeln von *Allium cepa*, bisher gelagert in einer Temperatur von 6°—7° C., werden weiter kultiviert in 30° C.

Versuchsexemplar Nr.	Versuchsdauer in Tagen	Äußere Epidermis		Innere Epidermis	
		Kerndimensionen μ	Kernfläche μ^2	Kerndimensionen μ	Kernfläche μ^2
I.	0	16,4 × 16,4	211	25,5 × 25,5	506
	5	18,6 × 18,6	271	25,5 × 25,5	506
II.	0	19,2 × 19,2	289	26,7 × 26,7	555
	5	19,2 × 19,2	289.	27,6 × 27,6	596
III.	0	21,9 × 21,9	379	27,1 × 27,1	571
	5	22,9 × 22,9	408	27,7 × 27,7	600
IV.	0	17,1 × 17,1	224	28,3 × 28,3	624
	5	17,1 × 17,1	224	27,9 × 27,9	610

nicht statt. Alles deutet darauf hin, daß bei 30° die temperaturbedingten Umregulierungsvorgänge viel unscheinbarer verlaufen, ja was das Kernvolumen betrifft, von andern Verhältnissen direkt verschleiert werden können.

Betrachten wir nun zusammenfassend die besonders klaren Ergebnisse der Temperaturexperimente bei 42° C. Über ein Stadium der lebhaftesten Gleichgewichtsverschiebung und revolutionärer struktureller Umgestaltungen, Veränderung der Chromatinstruktur, Ausstoßung von Chromatinmassen, Verkleinerung des Nucleolus durch Auflösung und Verwandlung der Substanz in basichromatische Brocken usw., findet die Erreichung eines neuen Gleichgewichtszustandes statt, in dem diese lebhaften Umwandlungsprozesse im Kern zum völligen Stillstand kommen. So findet die Erreichung eines neuen, der veränderten Temperatur entsprechenden, physiologischen und morphologischen Gleichgewichtes statt, sowohl der Gesamtgröße des Kernes nach, die vom 3.—4. Tage an konstant bleiben dürfte[1]), als nach Nucleolenzustand, — die fast vollständig schwinden, und besonders in der Chromatinstruktur, welche sich wieder dem Ausgangszustande annähert. Durch die Chromatinausstoßung findet also eine Substanzverminderung des Kernes statt, die der Volumverminderung parallel ist, so daß also hier die Größenregulation der Kerngröße nicht durch Wasserabgabe, also Entquellung seiner Colloide, sondern auf kompliziertem, biologisch-physiologischem Wege durch aktive Reduktion seiner Substanz erfolgt.

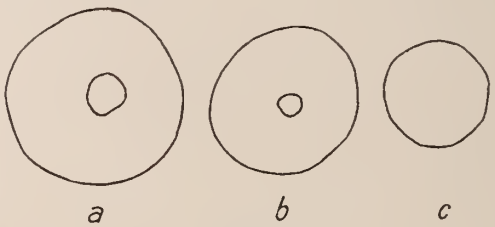
2) Experimente an Blattepidermen von *Elodea canadensis*.

Im Zusammenhange mit meinen Untersuchungen über die Beeinflussung der Chloroplastengröße durch die Temperatur habe ich an *Elodea* Untersuchungen über die Schnelligkeit und die Art des Temperatureinflusses auf die Kerne gemacht.

Von einem Zweige, der bei 0°—5° C. gewachsen war, wurden einige ausgewachsene Blätter mit Sublimatpikrinsäurealkohol fixiert und mit S-Fuchsin gefärbt. Textfig. 3a zeigt einen Kern mittlerer Größe bei genau 2000facher Vergrößerung. Nach zweistündigem Aufenthalt der Zweige in 40° C. wurden einige andre Blätter ebenso fixiert, und Textfig. 3b zeigt einen Kern. Die Kerngröße ausgewachsener Blätter nach 24 Stunden Aufenthalt in 40° C. zeigt Fig. 3e. Aus diesen Experi-

[1]) Womit natürlich nicht gesagt sein soll, daß Zwiebelepidermen und Kerne dauernd überhaupt bei hoher Temperatur zu leben imstande sind. Im Laufe einer oder mehrerer Wochen würde jedenfalls langsames Absterben erfolgen, das natürlich mit unsern Problemen nicht das mindeste zu tun hat.

menten ist zu ersehen, daß ohne stattfindende Kern- und Zellteilung innerhalb kurzer Zeit in ausgewachsenem Gewebe eine wohl auf Wasserabgabe zunächst beruhende Kernverkleinerung in hoher Temperatur stattfindet, wobei gleichzeitig der Nucleolus durch partielle Auflösung seine Größe vermindert. Nach einem Tage ist kein Nucleolus mehr vorhanden, das Kernvolumen hat sich noch bedeutender reduziert und gleichzeitig eine strukturelle Umwandlung erfahren. Die früher fein granulierte und deutliche Kernstruktur hat einem dichteren, homogenen, stark gefärbten Zustande Platz gemacht. Die Färbung mit S-Fuchsin, die anfangs schön kirschrot war, ist mehr ins Gelblichrote bis Bräunlichgelbe umgewandelt, nichtsdestoweniger leben sowohl Zelle als Kern. Diese Veränderung deutet offenbar auf eine Schädigung hin, obwohl sich *Elodea* tagelang bei 40°—43° kultivieren läßt und deutliches Wachstum zeigt.



Textfig. 3.

Elodea, Epidermiszellenkerne aus ausgewachsenen Blättern, Vergr. 2000fach.

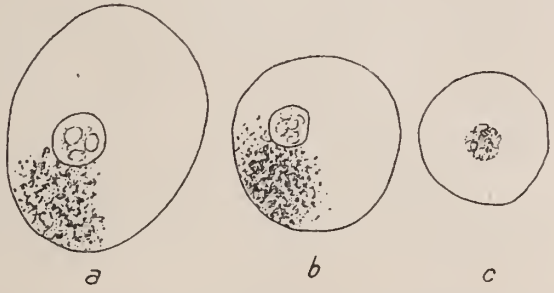
a gewachsen in 0°—5° C., *b* nach 2stündigem Aufenthalt in 40° C., *c* nach 24stündigem Aufenthalt in 40° C.

Interessant ist nur, daß unter allen Umständen der Kern — auch wenn er sich zu teilen nicht fähig ist — bei Temperaturerhöhung eine Volumverminderung in kurzer Zeit zeigt, diese kann auf Wasser und Substanzabgabe (wie bei *Allium*) beruhen, wobei die Gesamtbeschaffenheit des Kernes unverändert bleibt, oder es findet Wasserabgabe auf rein physikalischer Grundlage durch Entquellung statt, wobei die Beschaffenheit des Kernes sich bedeutend ändert.

Läßt man sich *Elodea*-Triebe bei verschiedener Temperatur entwickeln und untersucht junge, erst unter dieser Temperatur gewachsene Blätter[1]), so findet man ebenfalls bedeutende temperaturbedingte Größenunterschiede. Textfig. 4a—e stellt je einen Kern mittlerer Größe aus einer Kultur bei 0°—5° C., 30° C. und 43° C. dar. Bei 30° ist die Struktur der Kerne augenscheinlich dichter als bei niederer Temperatur, der Typus der Struktur jedoch unverändert. Der Nucleolus, der noch deutlich

[1]) Die Kerne junger Blätter sind immer größer als die alter.

erkennbar ist, hat durch weitgehende Vacuolisation oft scheinbare Vergrößerung erfahren. Bei 43° C. sind die Kerne homogen, offenbar wasserärmer und von sehr dichter, andersartiger Struktur und weisen die schon früher hervorgehobene Abweichung in der Färbbarkeit auf. Der Nucleolus ist ganz verblaßt, schattenhaft und färbt sich fast gar nicht mehr. Seine stark verquollene und vacuolisierte Grundsubstanz hebt sich von der umgebenden Kernmasse gar nicht mehr ab, und seine Existenz im Präparat ist demnach nur durch das Lichtbrechungsvermögen der Vacuolen angedeutet.



Textfig. 4.

Elodea, Epidermiszellenkerne aus jungen Blättern, Vergr. 2000fach.

a gewachsen bei 0°—5° C., *b* gewachsen bei 28°—31° C., *c* gewachsen bei 43° C.
(Kernstruktur nur teilweise eingezeichnet.)

Bezüglich meiner Experimente an Algen, die weiter ausgebaut werden, verweise ich nur auf Taf. XI, Fig. 47 und 48.

VIII. Zusammenfassung der allgemeinsten und wichtigsten Resultate.

1. Die Länge der meristematischen, aus plasmaerfüllten, embryonalen Zellen bestehenden Zone ist bei höherer Temperatur bedeutend verkürzt, also findet unter solchen Bedingungen nicht nur eine Beschleunigung der Zellteilungen statt, sondern die Differenzierung der Zellen zu Dauergewebe verläuft nach weniger aufeinander folgenden Zellteilungen, in kürzerem Abstande vom Vegetationspunkt und demgemäß ist von morphogenetischer Verfrühung der Zellvacuolisation und Wasseraufnahme zu sprechen.

2. Die steigende Vacuolisation im Meristem bei erhöhter Temperatur ist nicht durch Permeabilitätserhöhung für Wasser erklärbar, denn diese als geschwindigkeitsbestimmender Faktor kann die verschiedene Lage eines Gleichgewichtszustandes, nämlich des Verhältnisses von Plasma zu Zellsaft nicht erklären. Es ist im Gegenteil der besonders bei

höchster Temperatur stark veränderte Stoffwechsel, in dem die dissimilatorische Bildung osmotisch-aktiver Stoffe auf Kosten gequollener Plasmacolloide überwiegt, die die Vacuolisation bedingt. Bei niederer Temperatur besteht nur eine Zellphase, nämlich hochgequollenes Plasma, bei höherer Temperatur beginnt langsamer Plasmaschwund, wobei zunächst auch das Zellvolumen sich vermindert, bis ziemlich schnell bei noch höherer Temperatur eine Zellvolumvermehrung durch Plasmavacuolisation und Wasseraufnahme eintritt. Die osmotisch-hochaktiven, im Quellungswasser des Plasmas zunächst gelösten Stoffe entreißen diesem in einem Entmischungsvorgang sein Quellungswasser, und so tritt neben einer wasserarmen, festeren Plasmaphase als Wandbelag eine große, centrale Zellsaftphase auf. Dieser Plasmaabbau zu osmotisch wirksamen Stoffen ist physiologisch als Gegenreaktion im Sinne Pütters und als Störung der Stoffwechselbilanz zu deuten.

Eine festere Konsistenz und stärkere Färbbarkeit des Plasmas bei höheren Temperaturen kann auch mit Lepeschkin als Erhöhung des Gehaltes an koagulierten, entquollenen Plasmaeiweißkörpern aufgefaßt werden.

3. Zellvolumen, Kernvolumen und teilweise Kernzellrelation stellen zuerst eine stark mit der Temperaturerhöhung fallende Kurve dar. Dieser Teil kann als Ausdruck eines physiologisch veränderten Gleichgewichtes betrachtet werden. Im mittleren Teile findet Verflachung der Kurve statt, die schließlich durch eine Indifferenzzone gehend bei weiterer Temperatursteigerung ein sehr starkes Ansteigen erfährt. Die Abflachung der Kurve, die uns das Verhalten der betreffenden Maße bei der Temperatursteigerung zeigt, deutet auf das schon bei mittleren Temperaturen erfolgende Einsetzen einer Gegenreaktion hin, die später den intensiven Anstieg, also Vergrößerung von Zelle, Kern und Kernzell- bzw. Kernplasmarelation, veranlaßt. Gleichzeitig damit findet eine Hemmung von Wachstums- und Keimungsgeschwindigkeit statt. Es sind also dieselben, in einer starken Gleichgewichtsverschiebung und ziemlich plötzlichen Änderung der Stoffwechselbilanz zwischen Assimilation und Dissimilation gelegenen Ursachen, die im Sinne einer Gegenreaktion wirksam sind, die, bei mittlerer Temperatur schon einsetzend, sich erst bei höherer stark bemerkbar machend in einer Wachstumshemmung bzw. -verlangsamung, in Zellvacuolisation, Plasmaschwund, Zellvolumvermehrung durch Wasseraufnahme und Kernvolumzunahme durch Erhöhung seines Quellungsgrades, wobei keine Vacuolisation wie beim Plasma stattfindet, besteht.

Die Kernplasmarelation nimmt ebenfalls bei höchsten Temperaturen stark zu, da, obgleich Zellvolumvergrößerung stattfindet, doch

dauernder Plasmaschwund einerseits und Kernvolumvergrößerung anderseits bei hohen Temperaturen eine gewaltige Vermehrung der Kernplasmarelation bedingen müssen.

Zur Beurteilung des Verhaltens der Kerngröße bzw. Kernplasmarelation wird bemerkt, daß es nicht vom Standpunkte physikochemischer Gleichgewichte, sondern nur von physiologischen Gesichtspunkten berechtigt ist, eine Substanzzunahme des Kernes allein, nicht aber ein Wachstum bloß durch Wasseraufnahme als für die Beurteilung der Kernplasmarelation maßgebend anzunehmen. Das Chromatin jedoch allein unter allen Kernsubstanzen in den Vordergrund zu stellen, und nur von einer Chromosomenplasmarelation zu sprechen, ist nicht statthaft.

Die Nucleolengröße und die Nucleoluskernrelation nehmen als einsinnige Temperaturfunktion mit deren Erhöhung ab.

4. Auf Grund der Tabellen lassen sich Temperaturkoeffizienten cytologischer Abänderungen (Q_{10}) innerhalb eines gegebenen Temperaturintervalles für eine Erhöhung um 10° berechnen, die das Verhalten der Kurven zahlenmäßig veranschaulichen. Ähnliche Werte findet man für Temperaturkoeffizienten, die man nach den Angaben Rautmanns, Popoffs usw. berechnet. Die Kurven und Temperaturkoeffizienten sind nicht im Sinne der Theorie der begrenzenden Faktoren Pütters und Blackmans zu erklären, da diese nur für Prozesse, deren Geschwindigkeit gemessen wird, gelten kann, nicht aber für den messenden Vergleich der Gleichgewichtszustände bei verschiedener Temperatur, also der Größen der einzelnen cytologischen Komponenten. Die Größe und Abänderung bei verschiedener Temperatur ist das Resultat einer gegenseitigen Ausgleichung zahlreicher auf- und abbauender Stoffwechselvorgänge, die in ihrer relativen, temperaturvariablen Intensität und Verlauf sich gegenseitig das Gleichgewicht haltend, die cytologischen Zustände in ihrem temperaturvariablen Verhalten konstituieren. Also ist der Kurvenverlauf und demgemäß auch die Q_{10}-Werte nicht Resultat jeweils wechselnder, einfacher, begrenzender Faktoren, sondern komplexer, sekundärer Natur, da er ein Kombinationsresultat vieler variabler, sich im Gleichgewicht haltender Einzelprozesse ist.

5. Die feinere Plasmastruktur bei Fixierung mit Flemmingschem Gemisch ist in der Wärme viel stärker von distinkten, mit Eisenhämatoxylin stark färbbaren Granula, Fäden und Körnerreihen erfüllt, als in niederer Temperatur. Faßt man diese Gebilde mit Lepeschkin als physiologische Koagulationsprodukte auf, so ist ihre Anhäufung bei hohen Temperaturen gut verständlich. Ihre chemische Verwandtschaft

mit Mitochrondrien einerseits und Lepeschkins Lecithalbuminen als Plasmaderivaten anderseits ist wahrscheinlich.

Die Kernstruktur erleidet in der Kälte starke Vergröberung.

6. Durch Temperaturerhöhung können ruhende Kerne von Zwiebelblattepidermen innerhalb relativ kurzer Zeit zu bedeutender Volumverkleinerung gebracht werden. Die Nucleolen schwinden fast ganz durch Resorption. Die Verkleinerung des Kernvolumens ist auf parallel erfolgende Substanzabgabe (Chromatinausstoßung) und Wasserabgabe zurückzuführen, so daß der Gehalt des Kernes an Substanz sowie an Wasser relativ unverändert bleibt. Auch die Kernstruktur, die starke Veränderungen durchmacht, ist endlich wieder so beschaffen wie anfangs.

Ebenso läßt sich bei *Elodea*-Blättern, die Größe ausgewachsener Kerne stark durch Temperaturerhöhung vermindern, schon nach 2 Stunden ist deutliche Verkleinerung zu beobachten. Der Volumverminderung parallel geht ein Kompakter- und Homogenerwerden der Kernstruktur offenbar infolge Wasserabgabe.

7. Bezüglich der zahlreichen Einzelheiten sowie der theoretischen Besprechung der Resultate des Kurvenverlaufes, der Wertung cytologischer Komponenten und Gleichgewichte überhaupt, sowie der vielfach prinzipiellen Unterschiede cytologischer Temperatureinflusses auf tierische Zellen im Gegensatz zu pflanzlichen, muß auf den Text verwiesen werden.

Graz, Zoologisches Institut, im Februar 1917.

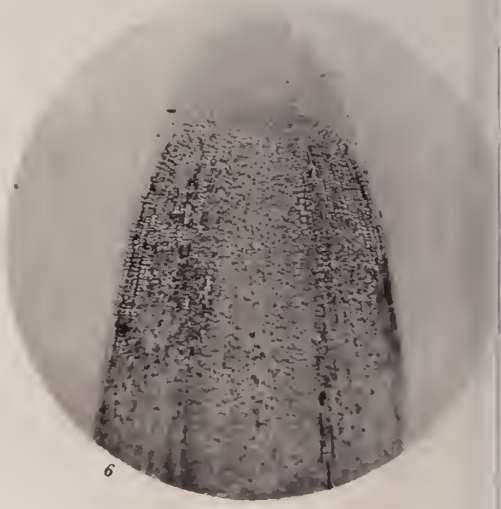
1

2

3

4

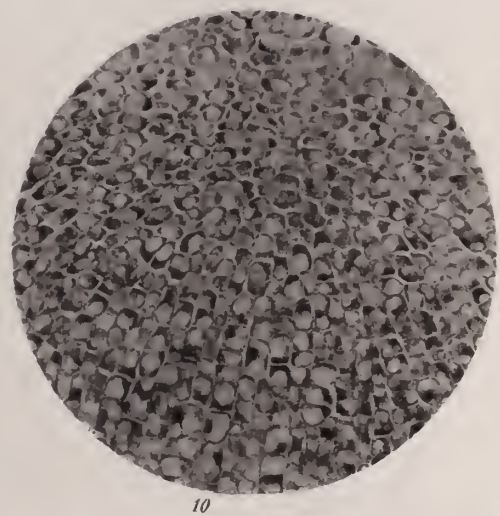
5


6

7

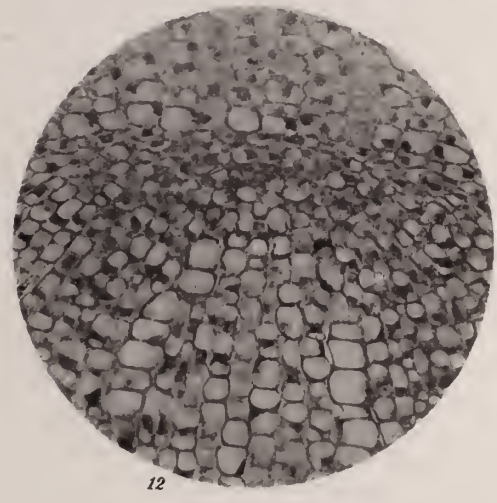
8

9



10

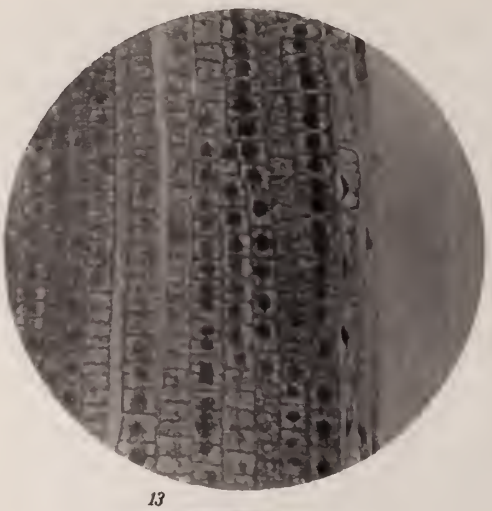
11



12

elmann, Leipzig.

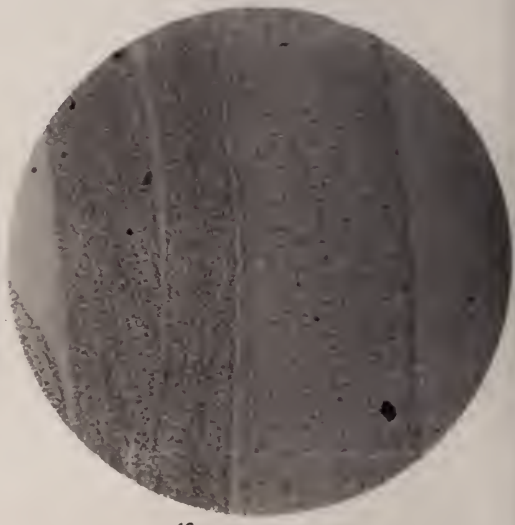
Lichtdruck v. C. G. Röder, G.m.b.H., Leipzig.



13

14

15

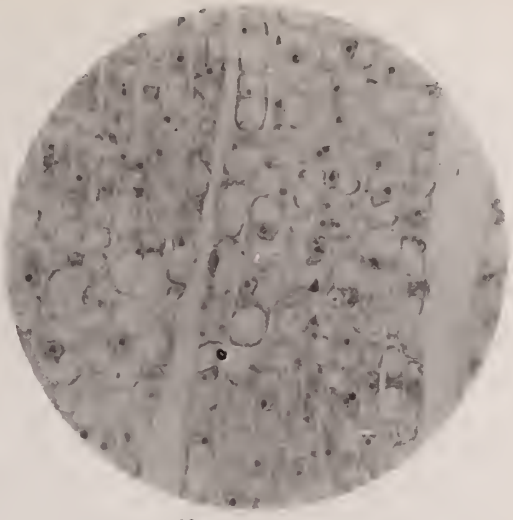


16

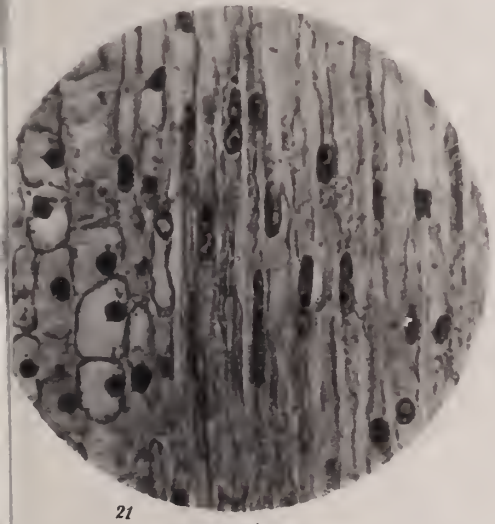
17

18

19



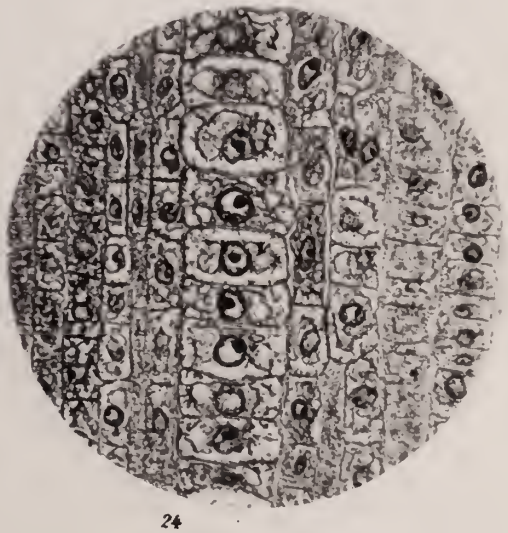
20



21

22

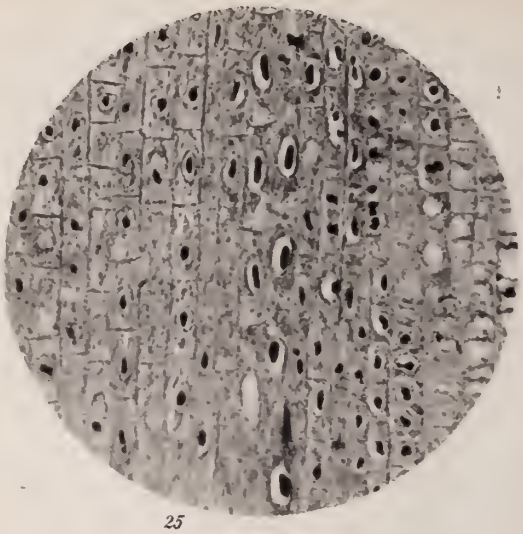
23



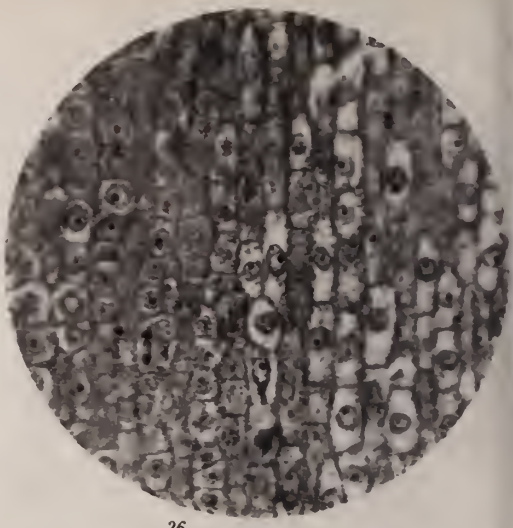
24

...grann, Leipzig.

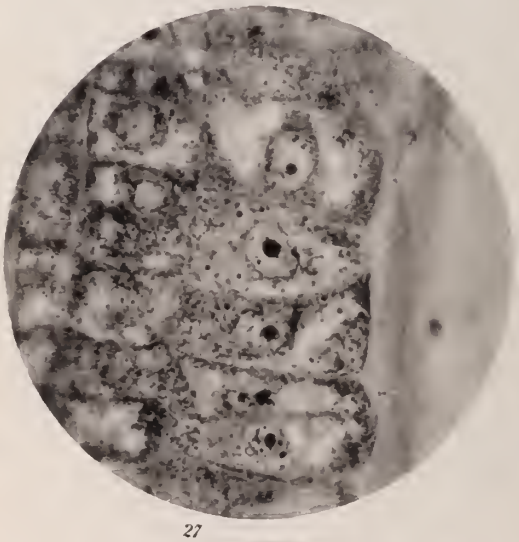
Lichtdruck v C G Röder, G m. b H, Leipzig.



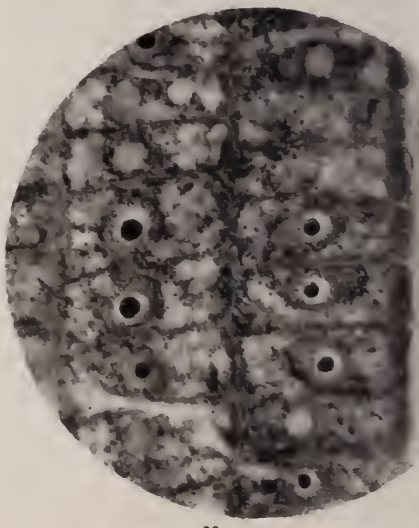
25



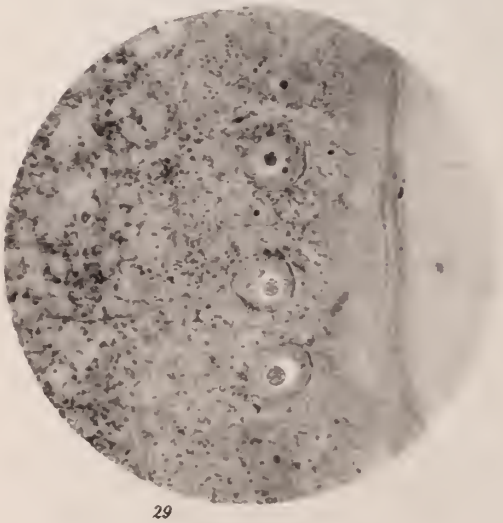
26



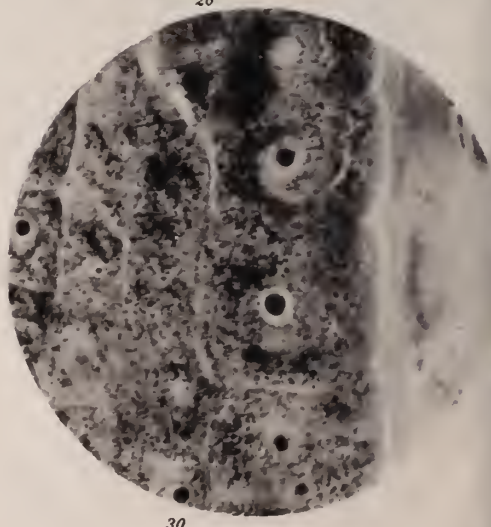
27



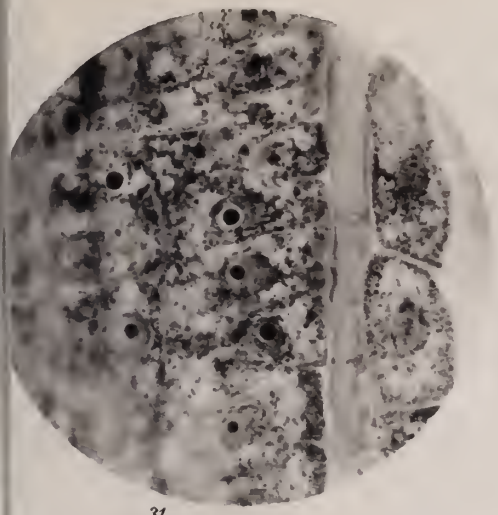
28



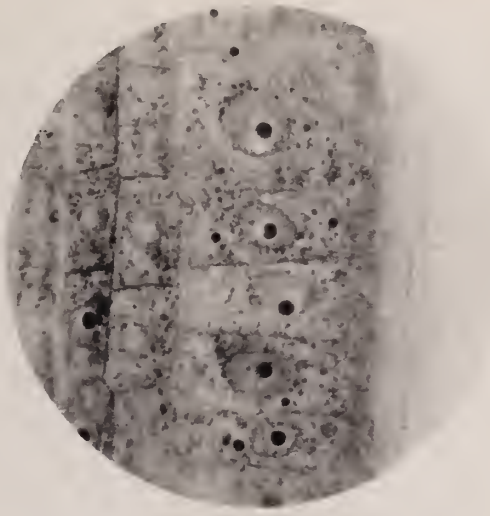
29



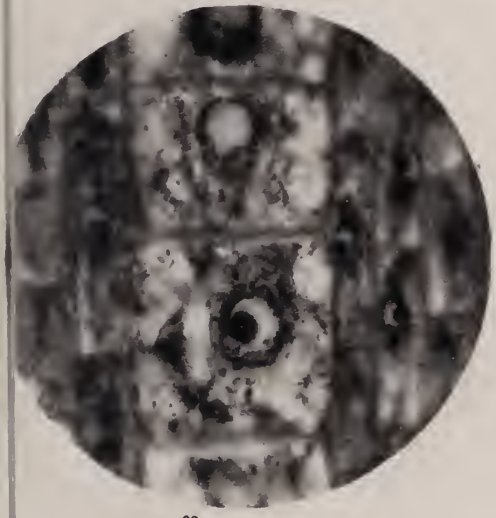
30



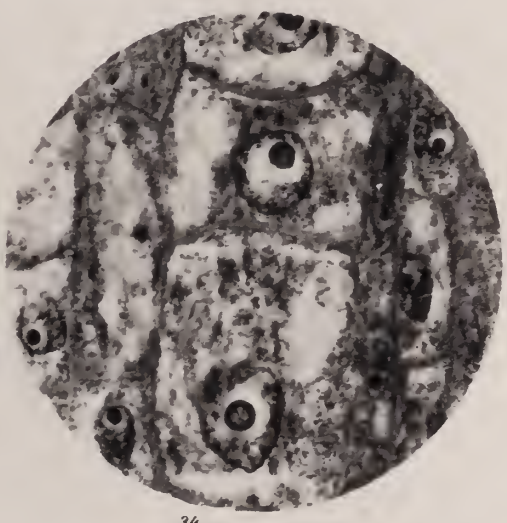
31



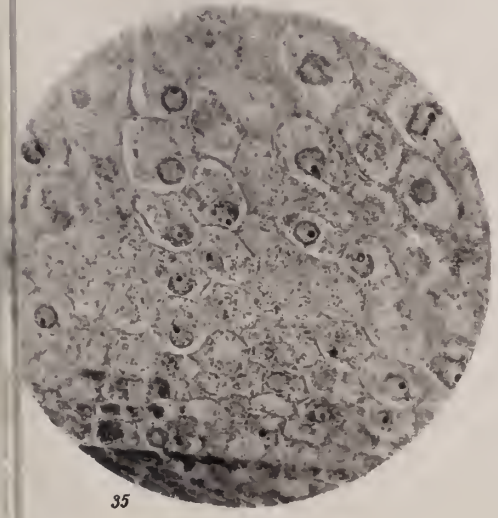
32



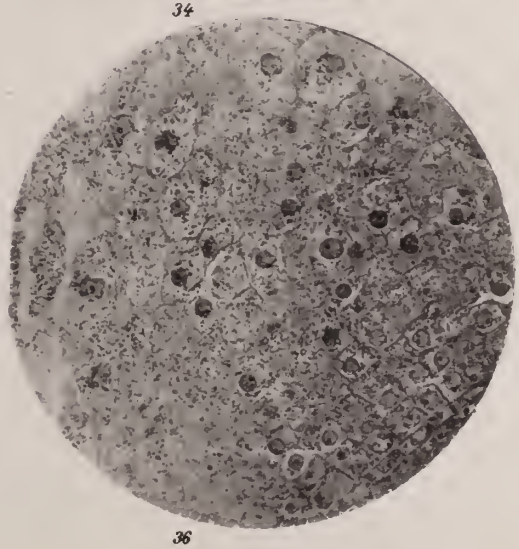
33



34



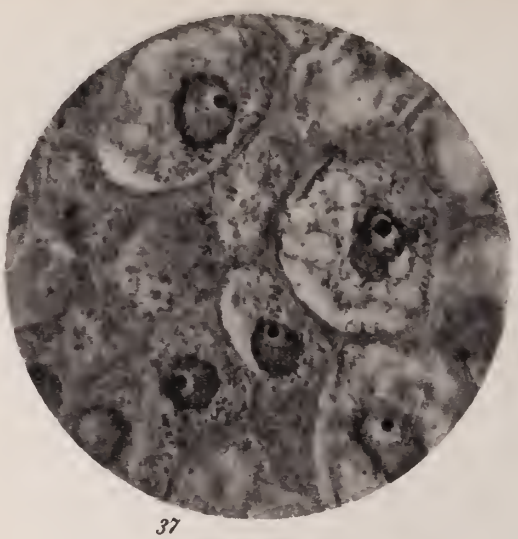
35



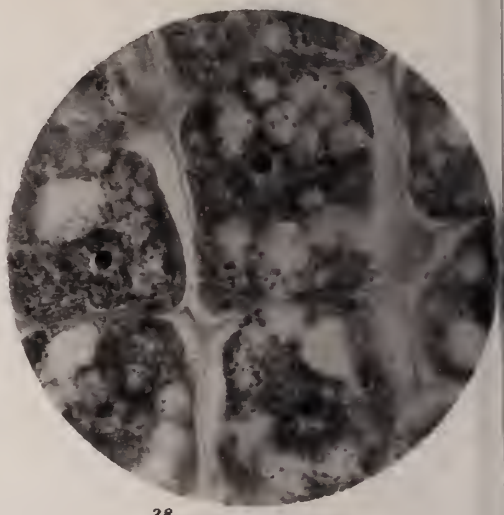
36

...n, Leipzig

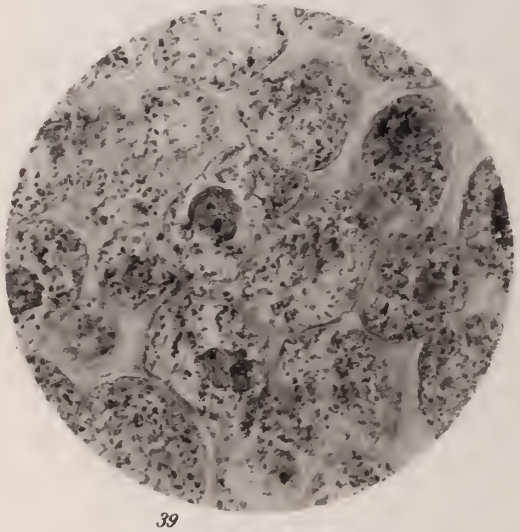
Lichtdruck v. C. G. Röder, G.m.b.H., Leipzig.



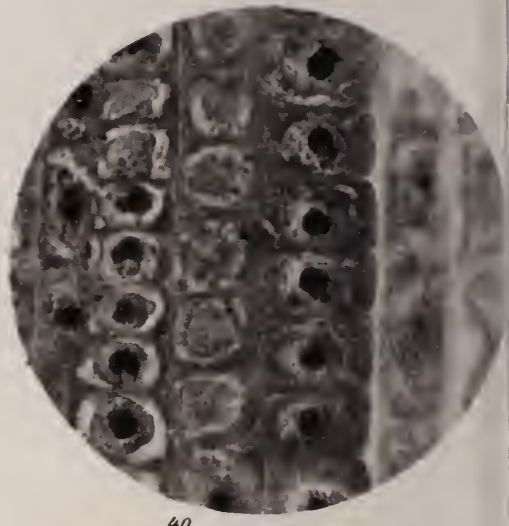
37



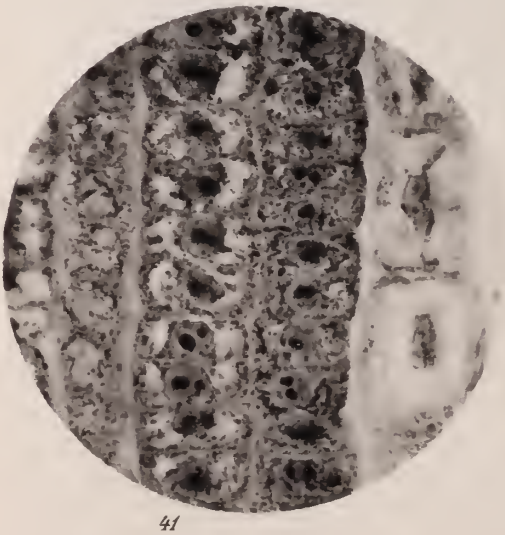
38



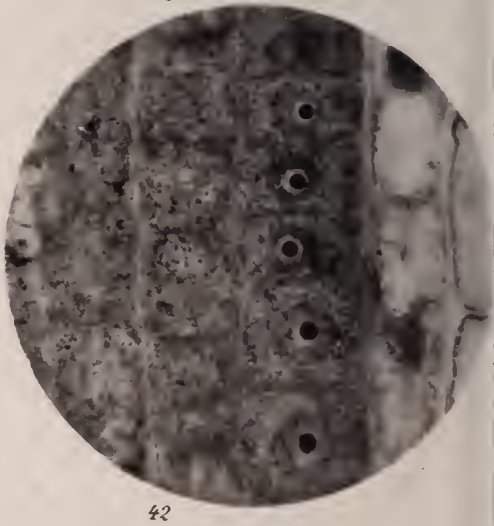
39



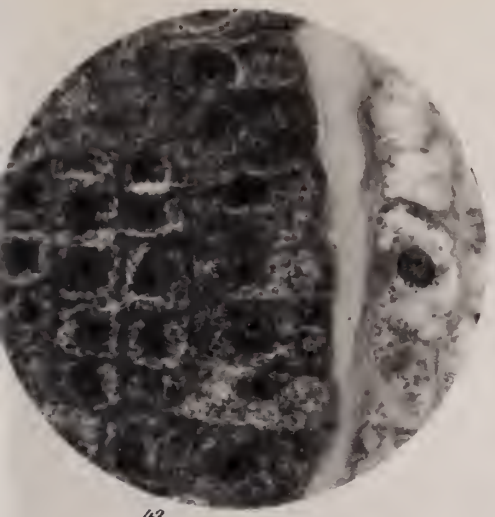
40



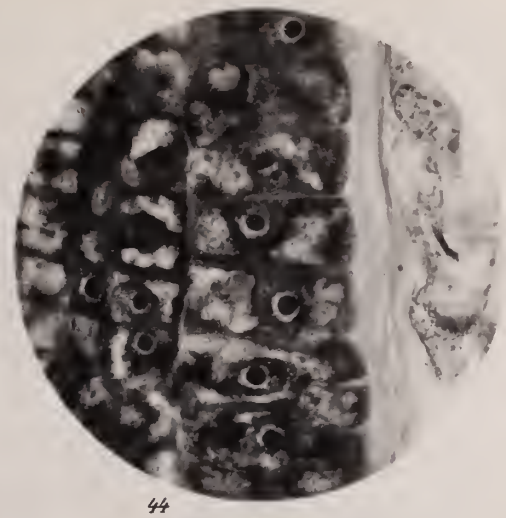
41



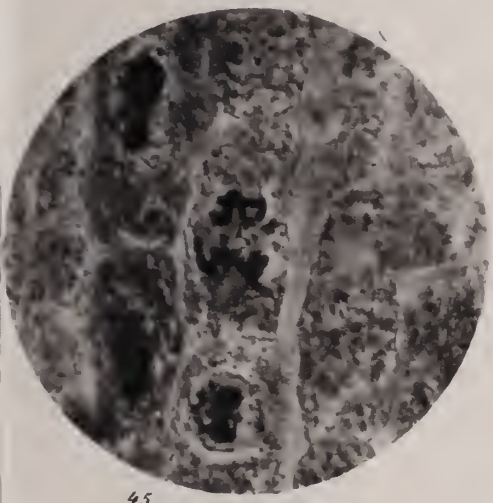
42



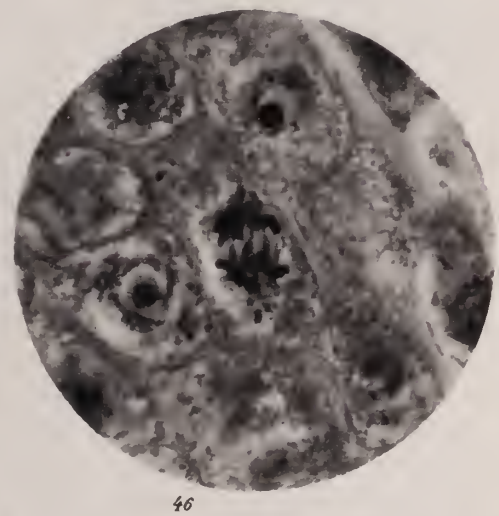
43



44



45



46

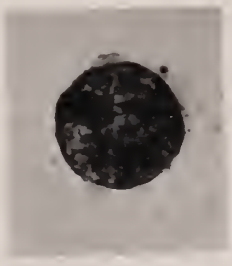
47

48

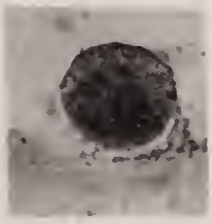
elmann, Leipzig

Lichtdruck v C G Röder, G m b H, Leipzig.

49

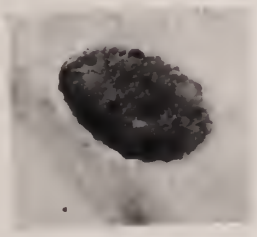


50



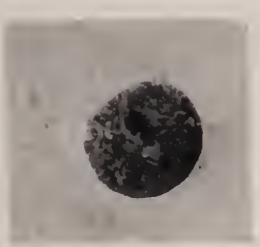
51

52



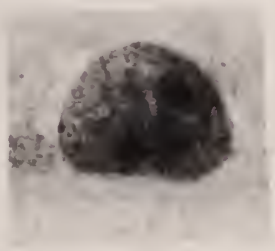
53

54



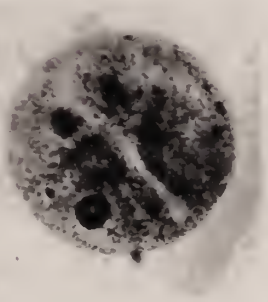
55

56



57

58



59

60

Verlag Wilhelm Engelmann, Leipzig

Erklärung der Tafeln.

(Man bittet die Photographien mit einer Lupe zu betrachten.)

Tafel VIII.

Fig. 1—8. Formolfixierung, Schnittdicke 10 μ, Färbung: Saffranin-Lichtgrün, Vergr. 41fach.

Fig. 1. *Pisum sativum*, Wurzelspitze. Kultur bei 8,5° C.

Fig. 2. Desgl. Kultur bei 37° C.
Die Länge der meristematischen Zone an den dunklen Zellreihen gut erkennbar (besonders im Dermatogen).

Fig. 3. *Helianthus annuus*, Wurzelspitze. Kultur bei 8,5° C.

Fig. 4. Desgl. Kultur bei 41° C.

Fig. 5. *Zea mays*, Wurzelspitze. Kultur bei 18° C.

Fig. 6. Desgl. Kultur bei 42° C.
Man beachte die starke Färbbarkeit einzelner Plasmateile.

Fig. 7. *Phaseolus multiflorus*, Wurzelspitze. Kultur bei 8,5° C.

Fig. 8. Desgl. Kultur bei 41° C.
Man beachte die starke Färbbarkeit (dichte Struktur) des Plasmawandbelages im Plerom.

Fig. 9—12. Präparation wie vorher, Vergr. 230fach.

Fig. 9. *Phaseolus multiflor.*, Vegetationspunkt der Wurzel. Kultur bei 8° C.

Fig. 10. Desgl. Kultur bei 41° C.

Fig. 11. *Zea mays*, Vegetationspunkt der Wurzel. Kultur bei 18° C.

Fig. 12. Desgl. Kultur bei 42° C.

Tafel IX.

Fig. 13—20. Präparation wie vorher.

Fig. 13. *Helianthus annuus*, Wurzelspitze. Dermatogen und Periblempartien distal vom Vegetationspunkt. Kultur bei 8° C., Vergr. 230fach.

Fig. 14. Desgl. Dermatogen und Periblem im selben Abstande vom Vegetationspunkt wie oben. Kultur bei 41° C., Vergr. 230fach.

Fig. 15. *Zea mays*, äußere Keimblätter einer 8 mm langen Keimspitze im Längsschnitt. Kultur bei 18° C., Vergr. 62fach.

Fig. 16. Desgl. Kultur bei 41° C., Vergr. 62fach.

Fig. 17. *Zea mays*, Epidermis des äußersten Keimblattes, Längsschnitt. Kultur bei 18° C., Vergr. 310fach.

Fig. 18. Desgl. Kultur bei 41° C., Vergr. 310fach.
Diese Bilder sind besonders typisch für die Änderung der Plasma-, Kern- und Nucleolenbeschaffenheit.

Fig. 19. *Zea mays*, weiter innen gelegene Keimblätter, Längsschnitt. Kultur bei 18° C., Vergr. 310fach.

Fig. 20. Desgl. Kultur bei 41° C., Vergr. 310fach.

Fig. 21—24. Fixierung Sublimateisessig, Schnittdicke 6 μ, Färbung Eisenhämatoxylin-Bordeaux-R. Vergr. 300fach.

Fig. 21. *Pisum sativum*, Steckungszone der Wurzel an der Grenze von Plerom und Periblem. Kultur bei 18° C.

Fig. 22. Desgl. Kultur bei 37° C.

Man beachte die Veränderung der Größe von Kern und Nucleolus.

Fig. 23. *Zea mays*. Wurzelplerom mit einer Reihe großer meristematischer Gefäßzellen. Kultur bei 11,5° C., Vergr. 300fach.

Fig. 24. Desgl. Kultur bei 42° C., Vergr. 300fach.

Tafel X.

Fig. 25. *Pisum sativum*, meristematische Grenzzone zwischen Plerom und Periblem. Präparation wie bei Fig. 21. Kultur bei 8° C., Vergr. 300fach.

Fig. 26. Desgl. Kultur bei 37° C., Vergr. 300fach.

Man beachte den Plasmagehalt der Zellen, die Gestalt der Kerne (in der Kälte ellipsoid, in der Wärme rund) und die der Nucleolen, die sich ebenso verhalten. Nucleolengröße!

Fig. 27—36. Fixierung starkes Fleming-Gemisch 48 Stdn. Schnittdicke 5 μ, Färbung Eisenhämatoxylin-Bordeaux-R. Fig. 28—34 Vergr. 680fach, Fig. 35, 36 Vrgr. 310fach.

Fig. 27. *Zea mays*, ältere Dermatogenzellen. Kultur bei 11,5° C.

Fig. 28. Desgl. Kultur bei 26° C.

Fig. 29. Desgl. Kultur bei 42° C.

Fig. 30. *Zea mays*, Dermatogenzellen ganz nahe am Vegetationspunkt. Kultur bei 11,5° C.

Fig. 31. Desgl. Kultur bei 26° C.

Fig. 32. Desgl. Kultur bei 42° C.

Man beachte das zahlreiche Auftreten kleiner und großer Granulationen in der Wärme.

Fig. 33. *Zea mays*, meristematische große Gefäßbildungszellen aus dem Plerom. Kultur bei 36° C.

Fig. 34. Desgl. Aus Wurzeln der obigen Wärmekultur, nachdem sie einige Tage bei 6°—7° C. kultiviert wurden. (Kernvolumzunahme!)

Fig. 35. *Zea mays*, Calyptra, mit der Grenze des übrigen Wurzelkörpers (dunkle Zone), Kultur bei 11,5° C.

Fig. 36. Desgl. Kultur bei 42° C.

Man beachte das starke Auftreten distinkter Plasmagranulen in der Warmkultur.

Tafel XI.

Fig. 37—46. Präparation wie oben. Fig. 37—44 Vergr. 680fach, Fig. 45, 46 Vergr. 940fach.

Fig. 37. *Zea mays*, ältere Calyptra-Zellen. Kultur bei 11,5° C.

Fig. 38. Desgl. Kultur bei 26° C.

Fig. 39. Desgl. Kultur bei 42° C.

Man beachte die amöboide Kerngestalt bei 26° C., die Reduktion von Kern und Nucleolus bei 42° C. und den Plasmaschwund und die zahlreichen Plasmagranula bei 42° C.

Fig. 40. *Pisum sativum*. Dermatogen. Kultur bei 8,5° C.
Fig. 41. Desgl. Kultur bei 26° C.
Fig. 42. Desgl. Kultur bei 37° C.
Bei 26° C. die mitochondrienartigen Fäden usw. besonders gut sichtbar.
Fig. 43. *Zea mays*. Dermatogenzellen. Kultur bei 36° C.
Fig. 44. Desgl. Wurzeln aus obiger Wärmekultur, nachdem sie einige Tage bei 6°—7° C. kultiviert worden waren.
Man beachte den Schwund der Plasmaeinschlüsse, die starke Vacuolisierung und das Wachstum des Kernes sowie die deutlich granuläre Kernstruktur im Gegensatz zur mehr homogenen in der Wärme.
Fig. 45. *Pisum sativum*, Diaster in einer ganz vorne gelegenen Dermatogenzelle. Kultur bei 8,5° C.
Fig. 46. Desgl. Kultur bei 37° C.
Fig. 47. *Spirogyra spec.*, Kern. Kultur bei 5°—0° C. Fixierung: Chromessigsäure, Färbung Alaunkarmin, Vergr. 680fach.
Fig. 48. Desgl. Kultur bei 30° C.
Die Gestalt des Kernes, der an Volum verloren hat, ist mehr abgerundet, die Ansatzpunkte der Plasmafäden nicht mehr zipfelartig verdickt, die Kernstruktur feiner.

Tafel XII.

Allium cepa, Kerne aus der äußeren (Fig. 49—56) bzw. inneren (Fig. 57—60) Epidermis des dritten Zwiebelblattes von außen gerechnet. Fix. Alcoh. absol. Färbung Hämalaun. Vergr. 840fach.

Versuchsexemplar I.
Fig. 49. Beginn des Experimentes, Kaltkultur bei 7° C.
Fig. 50. Nach 24 Stunden in Kultur bei 42° C.
Fig. 51. Nach 72 Stunden in Kultur bei 42° C.

Versuchsexemplar II.
Fig. 52. Beginn der Experimente, Kaltkultur bei 7° C.
Fig. 53. Nach 24 Stunden in Kultur bei 42° C.
Fig. 54. Nach 72 Stunden in Kultur bei 42° C.
In Fig. 53 am Kernrande Vorwölbungen, die durch anliegende Chromatinballen gebildet werden (Chromatinausstoßung!).

Versuchsexemplar III.
Fig. 55. Beginn des Experiments. Kultur bei 7° C.
Fig. 56. Nach 24 Stunden. Kultur bei 42° C.

Versuchsexemplar IV.
Fig. 57. Beginn des Experiments. Kultur bei 7° C. Kern in Profilstellung.
Fig. 58. Nach 5 Tagen. Kultur bei 30° C. Kern in Profilstellung.
Schwund der Nucleolen auch hier sichtbar.
Fig. 59. Beginn des Experiments. Kultur bei 7° C.
Fig. 60. Nach 5 Tagen. Kultur bei 30° C.
Die großen Nucleolen nicht vollständig resorbiert!

Literaturverzeichnis[1]).

1. Åkerman, A. Studier över trådlika protoplasma bildungar i vaxcellerna. Lund Univ. Årsskr. N. F. Bd. XII. (Ref.)
2. Amma, K. Über die Differenzierung der Keimbahnzellen bei den Copepoden. Arch. f. Zellf. VI. 1911.
3. Askenasy. Über einige Beziehungen zwischen Wachstum und Temperatur. Ber. d. bot. Ges. VIII. 1890.
4. Backmann, E. L. Sur l'influence de la temperature sur la pression osmotique des œfs de Rana temporaria. C. R. soc. Biol. LXXVI.
5. Backmann, L. und Sundberg, C. G. und C. Janson. Sur l'importance de l'oxygène pour l'augmentation de la pression osmotique chez les embryons de Rana temp. C. R. soc. Biol. LXXVI.
6. Balls, W. L. Temperature and Growth. Annal. of Bot. XXII. 1908.
7. Białaszewicz, K. Beitrag z. K. der Wachstumsvorgänge bei Amphibienembryonen. Bull. de l'Acad. Scienc. Cracovie. 1908.
8. Blackman, F. F. Optima and limiting factors. Ann. of Bot. XIX. 1905.
9. Borowikow, G. A. Über die Ursachen des Wachstums der Pflanzen. Biochem. Zeitschr. XLVIII, L. 1913.
10. —— Über die Ursachen des Wachstums der Pflanzen. Kolloid-Zeitschr. XV. 1914.
11. Bottazzi, Fil. Die Regulation des osmotischen Druckes im tierischen Organismus. Hdb. der physikal. Chemie u. Medizin, herausg. v. Koraniy-Richter.
12. Buchheim. Der Einfluß des Außenmediums auf den Turgordruck einiger Algen. Ber. d. bot. Ges. XXXII. 1914.
13. Chifflot, J. und Gautier, Cl. Sur le mouvement intraprotoplasmatique à forme brownienne des granulations cytoplasmatiques. Journal de Bot. XIX. 1905.
14. Conklin, E. G. Exp. Studies on nuclear and cell division in the eggs of Crepidula. Journal of Acad. of Nat. Scienc. Philadelphia. XV. 1912.
15. Copeland. Über den Einfluß von Licht und Temperatur auf den Turgor. Diss. Halle. 1896.
16. Czapek, Fr. Biochemie der Pflanzen. 2. Aufl. Bd. I. 1913.
17. Derschau, M. v. Zum Chromatindualismus der Pflanzenzelle. Arch. f. Zellf. XII. 1914.
18. —— Über Kernbrücken und Kernsubstanz in pflanzlichen Zellen. Arch. f. Zellf. VII. 1912.
19. Duesberg. Plastosomen, »Apparato retic. interno« usw. Ergebnisse d. Anat. u. Entwicklungsgesch. v. Merkel u. Bonnet. XX. 1911.
20. Erdmann, Rh. Experimentelle Untersuchungen über das Massenverhältnis von Plasma, Kern und Chromosomen in dem sich entwickelnden Seeigelei. Arch. f. Zellf. II. 1908.

---

[1]) Für die liebenswürdige Überlassung der mir schwerer zugänglichen botanischen Literatur bin ich dem Vorstande des Pflanzenphysiologischen Institutes in Graz Herrn Professor Dr. Karl Linsbauer zu größtem Danke verpflichtet, dem ich auch hier Ausdruck geben möchte.

21. Erdmann, Rh. Kern und Plasmawachstum in ihren Beziehungen zueinander. Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. v. Merkel-Bonnet. XVIII. 1908.
22. —— Quantitative Analyse der Zellbestandteile bei normalem, experimentell verändertem und pathologischem Wachstum. Merkel-Bonnets Ergebnisse. XX. 1911.
23. Friedrich, R. Über die Stoffwechselvorgänge infolge der Verletzung von Pflanzen. Centralbl. f. Bact. II. Abt. XXI. 1908.
24. Galeotti. Neue Untersuchungen über die elektrische Leitfähigkeit und den osmotischen Druck der tierischen Gewebe. Zeitschr. f. Biol. XLV.
25. —— Ricerche sulla conduttività elettrica dei tessuti animali. Lo Sperimentale LX. 1901.
26. Galloway, T. W. Studies of the cause of the accelerating effect of heat upon growth. Amer. Natural. XXXIV.
27. Georgevitch, P. Über den Einfluß von extremen Temperaturen auf die Zellen der Wurzelspitze von Galtonia candicans. Beih. z. bot. Centralbl. XXV. 1910.
28. Guilliermond, A. Bemerkungen über die Mitochondrien der vegetativen Zellen und ihre Verwandlung in Plastiden. Ber. d. bot. Ges. XXXII. 1914.
29. Hartmann, O. Über das Verhältnis von Zellkern und Zellplasma bei Ceratium und seine Bedeutung für Variation und Periodizität. Arch. f. Zellf. XIV. 1916.
30. —— Über das Verhalten von Zell-, Kern- und Nucleolengröße und ihre gegenseitigen Beziehungen bei Cladoceren, während Wachstum, Generationscyclus und unter dem Einfluß äußerer Faktoren. (Eine zellphysiologische Studie.) Arch. f. Zellf. XV. (Literatur!)
31. —— Über den Einfluß der Temperatur auf die Zellbeschaffenheit im Zusammenhang mit Funktion, Wachstum und Differenzierung der Organe. (Experimente an Amphibien.) Arch. f. Entwicklungsmech. (Literatur!)
32. Hertwig, R. Über physiologische Degeneration bei Protozoen. Sitzungsber. Ges. f. Morphol. u. Physiol. München. 1900.
33. —— Über Korrelation von Zell- und Kerngröße und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung und Teilung der Zelle. Biol. Centralbl. XXIII. 1903.
34. —— Über neue Probleme der Zellenlehre. Arch. f. Zellf. I. 1908.
35. Hilbrig, H. Über den Einfluß supramaximaler Temperaturen auf das Wachstum. Diss. Leipzig. 1900.
36. Höber, R. Physikalische Chemie des Blutes und der Lymphe. Hdb. d. Biochem. herausg. v. Oppenheimer. Bd. II. 2. Hälfte.
37. —— Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe. 1.—4. Aufl. 1902—1914.
38. Jensen, P. und Fischer, H. W. Der Zustand des Wassers in dem überlebenden und abgetöteten Muskel. Zeitschr. allg. Physiol. XI. 1910.
39. Jost, L. Über Reaktionsgeschwindigkeit im Organismus. Biolog. Centralbl. XXVI. 1906.
40. Kanitz, A. Temperatur und Lebensvorgang. Die Biochemie in Einzeldarstellungen, herausg. v. Kanitz. Heft 1.
41. —— Der Einfluß der Temperatur auf die pulsierende Vacuole der Infusorien usw. Biol. Centralbl. XXVII. 1907.
42. —— Das Protoplasma als chemisches System. Hdb. der Biochemie, herausg. v. Oppenheimer. Bd. II. 1. Hälfte.

43. Klemm, P. Desorganisationserscheinungen der Zelle. Jahrb. f. wiss. Bot. XXVIII. 1895.
44. Krabbe, G. Über den Einfluß der Temperatur auf die osmotischen Prozesse lebender Zellen. Jahrb. f. wiss. Bot. XXIX. 1896.
45. Kuijper, J. Über den Einfluß der Temperatur auf die Atmung der höheren Pflanzen. Rec. d. Trav. Botan. Neerlandais. VII. 1910.
46. Küster, E. Aufgaben und Ergebnisse der entwicklungsmechanischen Pflanzenanatomie. Progressus rei botanicae. II. 1908.
47. Lavdowsky. Von der Entstehung der chromatischen und achromatischen Substanzen in der tierischen und pflanzlichen Zelle. Anat. Hefte v. Merkel u. Bonnet. IV. 1894.
48. Lehenbauer, P. A. Growth of maize seedlings in relation to temperature. Physiologic. Research. I. 1914.
49. Lepeschkin, W. W. Zur Kenntnis der Todesursache. Ber. d. bot. Ges. XXX. 1912.
50. —— Zur Kenntnis der Einwirkung supramaximaler Temp. auf die Pflanzen. Ber. d. bot. Ges. XXX. 1912.
51. Lopriore, G. Über die Einwirkung der Co_2 auf das Protoplasma lebender Zellen. Jahrb. f. wiss. Bot. XXVIII. 1895.
52. Löwschin, A. M. Vergleichende experimental-cytologische Untersuchungen über Mitochondrien in Blättern der höheren Pflanzen. Ber. d. bot. Ges. XXXII. 1914.
53. Lundegård, H. Ein Beitrag zur Kritik zweier Vererbungshypothesen. Jahrb. f. wiss. Bot. XLVIII. 1910.
54. —— Plasmastruktur. Sammelreferat. Arch. f. Zellf. XII. 1914.
55. Mac Callum. Die Methoden und Ergebnisse der Mikrochemie in der biolog. Forschung. Erg. d. Physiol. VII. 1908.
56. Mac Callum, A. B. Oberflächenspannung und Lebenserscheinungen. Ergebnisse der Physiol. v. Asher-Spiro. XI. 1911.
57. Maige, A. und Nicolas, G. Recherches sur l'influence des variations de la turgescence sur la respiration de la cellule. Rev. gen. de bot. XXII. 1910. (Ref.)
58. Marcus, H. Über die Wirkung der Temperatur auf die Furchung der Seeigeleier. Arch. f. Entwicklungsmech. XXII. 1906.
59. Masing. Pflügers Archiv f. d. ges. Physiol. CLVI. 1914.
60. Matthaei, G. L. C. Experimental researches on vegetable assimilation and respiration. III. On the effect of temperature on Carbodioxyde assimilation. Phil. Transact. Ser. B. CXCVII. 1904.
61. Mayer, A. und Schaeffer, G. Variations de la teneur des tissues en lipoide et en eau au cours de l'inanition absolute. I. Hibernant, poikilothermes et homeothermes. II. Réact. de l'homeotherme au refroidissement. Journal physiol. Pathol. XVI. 1914.
62. Miehe, H. Über Wanderungen des pflanzlichen Zellkernes. Flora 1901.
63. Němec, B. Über den Einfluß der Temperatur auf Meristemzellen. Sitzungsber. böhm. Acad. Prag. 1899.
64. —— Beiträge zur Physiologie und Morphologie der Pflanzenzellen (tschechisch) Sitzungsber. böhm. Akad. Prag. 1899.
65. —— Über experimentell erzielte Neubildung von Vacuolen in hautumkleideten Zellen. Sitzungsber. böhm. Akad. Prag. 1900.
66. —— Das Problem der Befruchtungsvorgänge und andere cytologische Fragen. Berlin 1910.

67. Nestler, A. Über die durch Wundreiz bewirkten Bewegungserscheinungen des Zellkerns und des Protoplasmas. Sitzungsber. Akad. Wien. CVII. 1898.
68. Nussbaum, J. Über den sog. inneren Golgischen Netzapparat und sein Verhältnis zu den Mitochondrien und anderen Zellstrukturen im Tierreich. Arch. f. Zellf. X. 1913.
69. Pantanelli, E. Zur Kenntnis der Turgorregulation bei Schimmelpilzen. Jahrb. f. wiss. Bot. XL.
70. Peter, K. Untersuchungen über die individuelle Variation in der tierischen Entwicklung. Sitzungsber. preuß. Akad. Berlin. 1905.
71. —— Experimentelle Untersuchungen über die individuelle Variation in der tierischen Entwicklung. Arch. f. Entwicklungsmech. XXVII.
72. Pfeffer, W. Pflanzenphysiologie. II. Aufl.
73. Popoff, M. Experimentelle Zellstudien. Arch. f. Zellf. I, III. 1908, 1909.
74. —— Die Degeneration der Protozoenzelle und die Geschlechtszelle der Metazoen. Arch. f. Protistenkunde. Festschr. f. Hertwig. 1907.
75. Popovici, A. Der Einfluß der Vegetationsbedingungen auf die Länge der wachsenden Zone. Botan. Centralbl. LXXXI. 1900.
76. Pringsheim, E. Wasserbewegung und Turgorregulation in welkenden Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot. XLIII.
77. Prillieux, Ed. Altérations produits dans les plants par la culture dans un sol surchauffé. Ann. sc. nat. Sér. 6. Bot. Bd. X. 1880.
78. —— Hypertrophie et multiplication des noyaux dans les cellules hypertrophes des plants. C. Rend. XCII.
79. Pütter, A. Temperaturkoeffizienten. Zeitschr. f. allgem. Physiol. XVI. 1914.
80. Raciborski, M. Über Schnit wachstum der Zelle. Bull. Acad. scienc. Cracovie. 1907.
81. Rautmann, H. Einfluß der Temperatur auf das Größenverhältnis des Protoplasmakörpers zum Kern. Exp. Untersuchungen an Paramaecium caudatum. Arch. f. Zellf. III. 1909.
82. Ritter. Über Traumatotaxis und Chemotaxis des Zellkerns. Zeitschr. f. Bot. III. 1911.
83. Rysselberghe. Influence de la température sur la permeabilité du protoplasma vivant pour l'eau et les substances dissouts. Rec. de l'instit. bot. de Bruxelle. V. 1902.
84. Sabline, V. L'influence des agents externes sur la division des noyaux dans la racine de Vicia faba. Rev. gen. de Bot. XV. 1903.
85. Sachs. Pflanzenphysiologie. 2. Aufl.
86. Schaffnit, E. Über den Einfluß niederer Temperatur auf die pflanzliche Zelle. Zeitschr. f. allg. Physiol. XII. 1911.
87. Schaper, A. Beiträge zur Analyse des tierischen Wachstums. I. Teil. Quellen, Modus und Lokalisation des Wachstums. Arch. f. Entwicklungsmech. XIV. 1902.
88. Schrammen, T. R. Über die Einwirkung von Temperaturen auf die Zellen des Vegetationspunktes von Vicia faba. Verhandl. d. naturhist. Ver. d. preuß. Rheinlande. LIX. 1902.
89. Schwarz, F. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des pflanzlichen Zellkerns nach der Teilung. Cohns Beitr. z. Biol. d. Pflanzen. IV. 1884.
90. —— Die morphologische und chemische Zusammensetzung des Protoplasmas. Cohns Beitr. z. Biol. d. Pflanzen. V.

91. Schweidler, S. H. Über traumatogene Zellsaft- und Kernübertritte bei Moricaudia arvensis. Jahrb. f. wiss. Bot. XLVIII. 1910.
92. Sierp, H. Über die Beziehung zwischen Individuengröße, Organgröße und Zellgröße mit besonderer Berücksichtigung des erblichen Zwergwuchses. Jahrb. f. wiss. Bot. 1913.
93. Spiro, K. Physikalische Chemie der Zelle. Hdb. d. Biochemie v. Oppenheimer. Bd. II. 1. Hälfte.
94. Stauffacher. Zeitschr. f. wiss. Zool. XCV u. XCVIII.
95. Tangl. Zur Lehre von der Kontinuität des Protoplasmas in Pflanzenzellen. Sitzungsber. Akad. Wien. XC. I. Abt. 1884.
96. Tiessen, H. Über Wundwärme im Pflanzengewebe. Cohns Beiträge z. Biol. d. Pflanzen. XI. 1912.
97. Tröndle. Der Einfluß des Lichtes auf die Permeabilität der Plasmahaut. Jahrb. f. wiss. Bot. XLVIII. 1910.
98. Ursprung, A. und Blum, G. Über die Verteilung des osmotischen Wertes in der Pflanze. Ber. d. bot. Ges. XXXIV. 1915.
99. —— Über die periodischen Schwankungen des osmotischen Wertes. Ebendort.
100. —— Über den Einfluß der Außenbedingungen auf den osmotischen Wert. Ebend.
101. Verworn, M. Allgemeine Physiologie. 1909.
102. de Vries, H. Matériaux p. l. connaissance de l'influence de la temperature s. l. plants. Arch. Néerland. III.
103. Wallengren. Inanitionserscheinungen der Zelle. Zeitschr. f. allgem. Physiol. I. 1902.
104. Wasniewski, S. Der Einfluß der Temperatur, des Lichtes und der Ernährung mit Stickstoff und Mineralstoffen auf den Stoffwechsel in den Keimpflanzen des Weizens. Bull. Acad. Scienc. Cracovie. Ser. B. Scienc. natur. 1914.
105. Weber, Fr. und G. Wirkung der Schwerkraft auf die Plasmaviskosität. Jahrb. f. wiss. Bot. 1916. (Lite atur!)
106. Winkler, H. Über die experimentelle Erzeugung von Pflanzen mit abweichenden Chromosomenzahlen. Zeitschr. f. Bot. VIII. 1916.
107. Zacharias, E. Die chemische Beschaffenheit des Protoplasma und Zellkerns. Progress. rei botan. III. 1910.
108. —— Über die Beziehungen des Zellwachstums zur Beschaffenheit des Zellkerns. Ber. d. bot. Ges. XII. 1894.
109. —— Über das Verhalten des Zellkerns in wachsenden Pflanzen. Flora 1895. Ergänzungsband.
110. —— Über die Nucleolen. Bot. Ztg. 1885.
111. Zangger, H. Über Membranen und Membranfunktionen. Ergebnisse d. Physiol. v. Asher-Spiro. VII.
112. Zimmermann. Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkerns. 1896.

Geschlechtschromosomenuntersuchungen an Psychiden.

I. Experimentelle Beeinflussung der geschlechtsbestimmenden Reifeteilung bei Talaeporia tubulosa Retz.

Von

J. Seiler.

(Kaiser-Wilhelm-Institut für Biologie, Berlin-Dahlem, Abteilung Prof. Goldschmidt.)

Hierzu Tafel XIII und 2 Textfiguren.

Inhaltsübersicht.

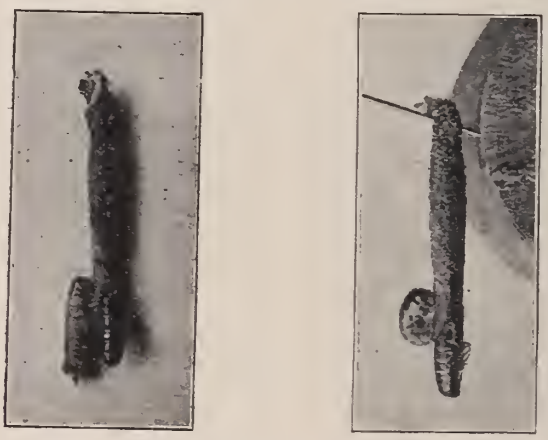
Seite

1. Biologische Notizen 249
2. Der Verlauf der geschlechtsbestimmenden Reifeteilung und der Chromosomencyclus von *Talaeporia* 252
3. Das normale Sexualverhältnis. Fragestellung der Arbeit 253
4. Überreifeexperimente 255
5. Temperaturexperimente 257
   a) Wärmeexperimente 257
   b) Kälteexperimente 259
6. Das Sonderverhalten des X-Chromosoms bei der Reduktionsteilung 261
7. Zusammenfassung der Ergebnisse 262
8. Literatur 266

1. Biologische Notizen.

Zum Verständnis der folgenden Experimente mit der Psychide *Talaeporia tubulosa* Retz. ist es notwendig, einige biologische Angaben vorauszuschicken. — Die Raupen von *tubulosa* fressen die Flechten der Baumstämme und leben in länglichen Säckchen, die sie im Maße des Wachstums vergrößern. Der Sack hat zwei Öffnungen, eine vordere, aus der Kopf und Thorax der Raupe beim Fressen und Kriechen hervorragt, und eine hintere, die zur Entleerung des Kotes dient. Bis zum Herbst sind die Raupen erwachsen. Sie überwintern im Moos und kommen in den ersten warmen Frühlingstagen aus ihren Verstecken hervor, kriechen an den Baumstämmen in die Höhe und spinnen das Vorderende des Sackes fest. Nun wendet sich die Raupe im Sack (ein Vorgang, der tierpsychologisch hochinteressant ist) und verpuppt sich. Nach ungefähr 24 Tagen schlängelt sich die Puppe nach der freien Öffnung des herunter-

hängenden Sackes und dringt mit ihrer vorderen Hälfte schließlich ganz aus dem Sack heraus. Jetzt sprengt der Schmetterling mit einem energischen Ruck die Puppenhülle und schlüpft heraus. Das Schlüpfen der Männchen erfolgt nachmittags bis spät abends, das der flügellosen, wenig beweglichen Weibchen früh morgens vor Sonnenaufgang. Die Weibchen halten sich am Hinterende des Sackes (siehe Textfig. 1 *a*) fest, strecken die Legeröhre hervor und warten auf Begattung. Ist ein Männchen in der Nähe, so erfolgt sie sofort, und unmittelbar darauf biegt sich das Weibchen ein, streckt die Legeröhre in die Tiefe des Sackes und legt die Eier, eingebettet in zarte Wollfäden, ab (siehe Textfig. 1 *b*). Die Eiablage dauert



a *b*

Textfigur 1.

a Eben geschlüpftes Weibchen von *Talaeporia tubulosa*, *b* in Eiablage begriffen. Vergrößerung 2×.

normalerweise eine schwache Stunde. Ist sie beendet, so deckt das Weibchen die Eier mit Wolle, schrumpft bald zusammen und stirbt. Erfolgt die Begattung nicht in den ersten beiden Stunden nach dem Schlüpfen, so gelingt es dem Weibchen selten noch, ein Männchen heranzulocken; es zieht die Legeröhre ein und wartet bis zum nächsten Morgen. Kommt auch dann kein Männchen, so kann es weiter warten bis zum vierten und fünften Tag. Am fünften aber stirbt es ab und fällt vom Sack, ohne die Eier gelegt zu haben.

Mehr ausnahmsweise versuchen unbegattete Weibchen schon am ersten Tag, öfters später, Eier zu legen, was ihnen auch gelegentlich vollständig gelingt. Die unbefruchteten Gelege aber entwickeln sich nicht, oder doch nur wenig weit. — Aus den befruchteten Eiern schlüpfen in 21—25 Tagen Räupchen, die sich aus der Wolle des mütterlichen Sackes

selbst ein kleines Säckchen verfertigen, nun den mütterlichen Sack verlassen und bis im Herbst wieder herangewachsen sind.

Es würde uns selbstverständlich sehr interessieren, das Geschlechtsverhältnis der eben geschlüpften Räupchen kennen zu lernen; leider kann es nicht festgestellt werden, da auf so frühem Stadium, selbst mikroskopisch, kein Unterschied zwischen den beiden Geschlechtern erkennbar ist. Bei erwachsenen Raupen sind die Geschlechter schon mit ziemlicher Sicherheit an der Größe der Säcke erkennbar. Die weiblichen Säcke sind größer als die der Männchen. Das Geschlechtsverhältnis, das jetzt vorliegt, kann aber natürlich nur geringe Anhaltspunkte geben für das primäre. Zur Zeit des Anspinnens der Raupen fällt für fast alle Fundplätze der Mark ein starkes Überwiegen der Männchen auf. Doch ist möglich, daß das allein oder doch vorwiegend auf Rechnung der Parasiten (zwei Schlupfwespen) zu setzen ist; die in manchen Jahren den Großteil des Raupenbestandes von *Talaeporia* befallen, die Raupen unmittelbar nach der Verpuppung zum Absterben bringen und die vielleicht die Weibchen bevorzugen, da immer mehr Weibchen angestochen sind, als nach dem Sexualverhältnis der erwachsenen Tiere erwartet werden müßte. Die folgende Tabelle stellt einige Beobachtungen zusammen. Trotz aller Vorsicht dürfen wir wohl mit Bestimmtheit schließen, daß außer den Parasiten noch andere Faktoren mitbestimmend sein müssen bei der Verschiebung der Geschlechtsverhältnisse, denn manche Fundplätze haben ein normales Sexualverhältnis oder gar einen Weibchenüberschuß, trotzdem Parasiten vorhanden sind (bei Wannsee-Sacrow und Grunewald leider nicht ausgezählt!). Welcher Art diese Faktoren sein könnten, und wie sie wirken, werden die folgenden Experimente zeigen.

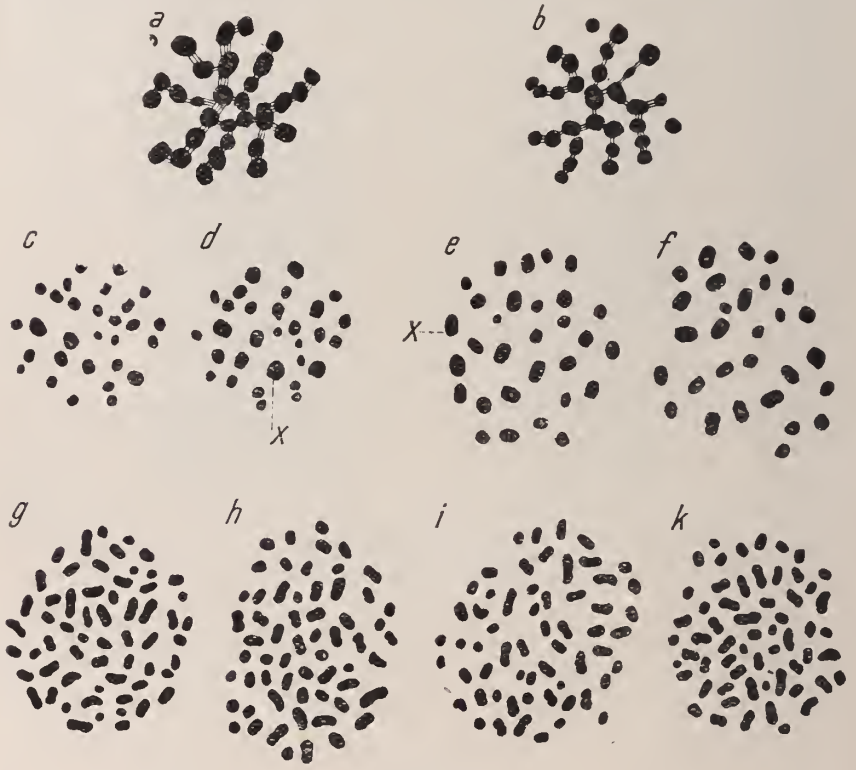
Tabelle 1. Sexualverhältnis der erwachsenen Tiere.

Datum	Fundort	Gesamtzahl d. gesammelten Säcke ♀	♂	♀ : ♂	angestochen waren ♀	♂	♀ : ♂	es schlüpfen ♀	♂	♀ : ♂
1916	Liegnitz							10	25	
1917	»							9	28	
1918	»	882	2236	100 : 254	146	233	100 : 160	736	2003	100 : 272
1919	»	287	403	100 : 142	268	291	100 : 109	19	112	100 : 589
1916	Tornow							18	34	
1917	»							5	5	
1918	»	327	793	100 : 245	213	462	100 : 217	114	331	100 : 290
1919	»							3	3	
1918	Brieselang							173	290	100 : 168
1918	Grunewald							145	152	100 : 105
1918	Wannsee-Sacrow							86	62	100 : 72,2

2. Der Verlauf der geschlechtsbestimmenden Reifeteilung und der Chromosomencyclus von Talaeporia.

Die Chromosomenverhältnisse von *Talaeporia* habe ich bereits dargestellt (siehe Z. f. ind. Abst.- u. Vererbungsl. 1917, XVIII), ich verweise auf die kurze Mitteilung und gebe hier zur Orientierung nur eine summarische Darstellung mit einigen Belegen.

Im Moment der Eiablage ist die erste Reifespindel fertig. Die Äquatorialplatte zeigt 30 Chromosomen (Textfig. 2 *a* und *b*), ausnahmsweise 29;



Textfigur 2.

a Äquatorialplatte der ersten Reifeteilung im Ei mit 30 Chromosomen, *b* dasselbe aus einem anderen Ei. *c*, *d* zwei zusammengehörige Tochterplatten, *c* mit 29, *d* mit 30 Chromosomen, darunter das X-Chromosom. *e*, *f* dasselbe aus einem anderen Ei. Hier ist das X-Chromosom in der äußeren Platte (= Richtungskörper), an seiner Lage leicht erkennbar. *g*, *h*, *i*, *k* Chromosomenplatten aus Blastodermmitosen von vier *Talaeporia*-Embryonen, *g* und *h* haben 60, *i* und *k* haben 59 Chromosomen. Gezeichnet mit Z. Z. nach ABBE. Vergr. etwa 3000 mal.

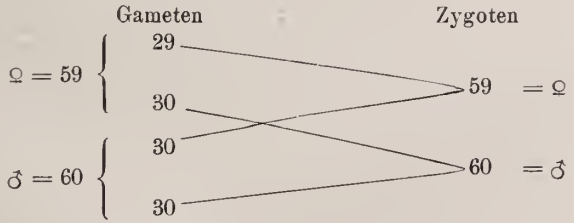
die Tiere, die aus solchen Eiern hervorgehen, haben diploid 58 Chromosomen; sie interessieren uns hier nicht und wir übergehen sie deshalb. — Kurz nach der Ablage beginnt die Anaphase, die mit einem eigenartigen und für alle Schmetterlinge charakteristischen Vorgang einsetzt; mit einem

Abschmelzungsprozeß von Chromatin von den Chromosomen, einer Chromatinelimination. Die Chromosomen scheiden eine bald größere, bald kleinere Menge ihrer Substanz aus und lassen sie in der Spindelmitte liegen. Der Prozeß verläuft im einzelnen sehr variabel, sowohl in bezug auf das Quantum des ausgeschiedenen Chromatins, wie in bezug auf den Zeitpunkt der Ausscheidung. Er kann auch ganz unterbleiben (vgl. Taf. XIII, Fig. 1—3).

Sind die Tochterplatten gebildet, so können wir feststellen, daß die eine 30, die andre nur 29 Chromosomen enthält (Textfig. 2 *c d* aus einem Ei und *e f* aus einem andren Ei). Ein Chromosom, das X-Chromosom, ging ungeteilt einem Pol zu, und zwar ist es bald in der äußeren Tochterplatte, die den Richtungskörper bildet, anzutreffen, bald in der inneren. Für unsere Zwecke ist es bedeutungsvoll, daß das X-Chromosom in der Anaphase relativ häufig den anderen Chromosomen nachhinkt, allein dem Spindelpol zuwandert, so daß es in diesem Fall in Seitenansichten der Spindeln leicht festgestellt und beobachtet werden kann (vgl. Taf. XIII). In der späten Anaphase, jedenfalls vor der zweiten Reifeteilung, hat das X-Chromosom die übrigen Chromosomen eingeholt und verhält sich von da ab wie die Autosomen, wird also in der zweiten Reifeteilung wie alle übrigen Chromosomen äqual geteilt. Deshalb schenken wir dieser Teilung kein Interesse.

Die Samenreifung von *Talaeporia* bietet nichts Interessantes, die erste und zweite Reifeteilung hat 30 Chromosomen.

Die somatische Chromosomenzahl beträgt somit 29 + 30 = 59 und 30 + 30 = 60. Embryonen mit 59 Chromosomen (Textfig. 2 *i* und *k*) werden zu Weibchen, denn nur Tiere mit 59 Chromosomen können Gameten mit 29 und 30 Chromosomen bilden. Die Embryonen mit 60 Chromosomen (Textfig. 2 *g* und *h*) müssen Männchen liefern. Der Chromosomencyclus verläuft also folgendermaßen:



3. Das normale Sexualverhältnis. Fragestellung der Arbeit.

Die Untersuchung der Chromosomenzahl der Embryonen gibt uns somit ein Mittel in die Hand, das primäre Sexualverhältnis festzustellen. Von 55 Embryonen (Material von Tornow, Befruchtung und Eiablage

im Zimmer) waren 30 Weibchen, hatten also 59 Chromosomen, 25 waren Männchen, hatten also 60 Chromosomen. Das primäre Sexualverhältnis wäre demnach

$$100\ ♀ : 83\ ♂.$$

Nun könnten wir ja schon vor der Befruchtung, nämlich nach der ersten Reifeteilung das Geschlechtsverhältnis feststellen, denn wir wissen, Eier mit 29 Chromosomen ergeben Weibchen, Eier mit 30 ergeben Männchen. Doch ist dieser Weg unendlich mühsam, denn die Lage der Reifungsspindel im Ei ist variabel (vgl. Taf. XIII); bald steht sie senkrecht, bald schief, bald auch parallel zur Eioberfläche; ein Orientieren der Eier vor dem Schneiden ist somit zwecklos und man muß aufs Geratewohl schneiden, bis man eine vollständige, unzerschnittene, in der Ebene des Schnittes liegende, einwandfreie Tochterplatte der geschlechtsbestimmenden ersten Reifeteilung hat. Wir haben den Weg trotzdem versucht. Unter 32 Eiern hatten 17 nur 29 Chromosomen, sind also Weibchen, 15 hatten 30 Chromosomen, sind Männchen. Auch so finden wir also einen geringen Überschuß an Weibchen. Doch sind in diesem Fall die Zahlen natürlich zu klein, um sie benutzen zu können.

Noch ein weiterer Weg zur Feststellung des Geschlechtsverhältnisses ist möglich. Erinnern wir uns, daß das X-Chromosom in der Anaphase der Reduktionsteilung den Autosomen oft nachhinkt. So könnten wir, in Seitenansichten der Spindeln, auszählen, in wieviel Fällen es nach außen in den Richtungskörper, wieviel mal es nach innen geht. Wir setzen dabei stillschweigend voraus, daß die Neigung zum Nachhinken in der äußeren Spindelhälfte genau gleich ist der in der inneren. Die spätere Untersuchung wird zeigen, daß diese Annahme zweifellos richtig ist.

In dem Tornower Material (Begattung und Eiablage wieder im Zimmer!) trafen wir das X-Chromosom 61mal außen und 45mal in der inneren Spindelhälfte an. Wir haben also ein Sexualverhältnis von

$$61\ ♀ : 45\ ♂ \text{ oder } 100 : 74.$$

Wir stoßen wieder auf ein Überwiegen der Weibchen wie oben, und zwar ungefähr im selben Verhältnis und haben damit den ersten Beweis für die Richtigkeit der Annahme, von der wir ausgehen.

Somit steht fest, in dem Material, von dem wir ausgehen und unter den gegebenen äußeren Umständen ist das primäre Sexualverhältnis nicht 1 : 1, wie wir erwarten müßten, wenn allein der Zufall die Verteilung des X-Chromosoms regelt. Es müssen weitere Faktoren mit im Spiele sein, die das Geschlechtsverhältnis verschieben. Daß solche eine Rolle spielen, vermuteten wir schon aus den Beobachtungen in der freien Natur. Welches

mögen diese Faktoren sein? In erster Linie denkt man an innere, genetische. Sind auch äußere maßgebend, so könnte es die Temperatur, Wärme und Kälte, und die Überreife der Eier sein. Wir haben es leicht in der Hand, diese Vermutungen experimentell zu prüfen. Das soll im folgenden wenigstens für die äußeren Faktoren geschehen. Die Frage, die die Experimente also entscheiden sollten, lautet: Können Temperaturfaktoren, kann Überreife der Eier den Verlauf der geschlechtsbestimmenden Reifeteilung so beeinflussen, daß sie — bildlich gesprochen — dem X-Chromosom den Weg weisen, den es zu begehen hat? Wir sehen, daß das X-Chromosom zu Beginn der Anaphase oft scheinbar unentschlossen in der Spindelmitte (Taf. XIII), gleichsam am Scheideweg liegen bleibt, und man möchte denken, eine kleine Ursache könnte genügen, um das Geschlechtschromosom z. B. zum Verharren zu bewegen, bis es den Anschluß an eine der beiden Autosomengruppen verpaßt, oder im Eliminationschromatin stecken bleibt. Die Folge wäre ein Entstehen von lauter Weibchen. Oder es möchte dem X-Chromosomen der eine von beiden Wegen, der zur äußeren Autosomenplatte oder der zur inneren, aus irgendwelchen Gründen infolge der Temperatureinwirkung oder der Überreife leichter fallen. Als Folge hätten wir in diesem Fall ein Überwiegen der Männchen oder der Weibchen oder das alleinige Auftreten des einen oder des andren Geschlechtes.

Schicken wir voraus, daß das Material für die Experimente aus der Gegend des Liepnitz- und Tornowsees stammt, vorwiegend vom Liepnitzsee. Beide Fundplätze sind sichtlich gleich, so daß wir sie zusammennehmen dürfen.

4. Überreifeexperimente.

Die weiblichen Säcke wurden isoliert, die geschlüpften Weibchen 4 Tage in Klausur gehalten — eine längere Klausur ertragen sie nicht — und ihnen am 5. Tag ein frischgeschlüpftes Männchen zugegeben. Die Begattung gelingt meist noch, da die Männchen sehr aggressiv und stürmisch sind. Die Eiablage erfolgte bei einer Zimmertemperatur von etwa 12—16°. Die einzelnen Gelege wurden getrennt untersucht.

Wir haben es in unsrem Falle natürlich nur mit einer ovarialen oder intrauterinen Überreife zu tun, und man möchte denken, daß die kurze Spanne Zeit der Verzögerung der Eiablage nicht genügen könnte, um einen sichtbaren Effekt zu erzielen. Aber im Gegenteil! Die erste Reifeteilung solch überreifer Eier zeigt ein auffällig verändertes Bild. Das Eliminationschromatin bleibt nicht als Platte in der Spindelmitte liegen, sondern sammelt sich auf einem Ring am Rande der Spindel, rückt meist ganz aus

dem Spindelraum heraus und bleibt in Chromatinkugeln in der alten Äquatorialebene um die Spindel zerstreut liegen (Taf. XIII, Fig. 8)[1]). Sehr häufig auch vollzieht sich das Abströmen des Eliminationschromatins nicht nach der Spindelmitte, sondern umgekehrt nach den Polen zu. Beim Vorrücken der Tochterplatten werden die ausgeschiedenen, teilweise verschmolzenen Brocken vor den Chromosomen hergestoßen, oder sie rücken aus dem Spindelraum heraus und umlagern die ganze Spindeloberfläche (Taf. XIII, Fig. 7).

Das X-Chromosom verhält sich wie üblich, entweder marschiert es mit den Autosomen dem Pol zu, oder es hinkt hinten nach (Taf. XIII, Fig. 4, 7). Relativ häufig aber eilt es bei den überreifen Eiern den Tochterplatten voran (Taf. XIII, Fig. 8 außen). Ist Eliminationschromatin zwischen den Autosomen und dem Spindelpol, so ist das X-Chromosom natürlich nicht erkennbar (Taf. XIII, Fig. 7), höchstens etwa an seiner charakteristischen, schlanken Form. Der Sicherheit halber benutzen wir diese Fälle, in welchen das X voraneilt, für die Statistik nicht. Eine Zusammenstellung der beobachteten nachhinkenden X-Chromosomen der

Tabelle 2. Überreife.

Nr. des Geleges	Alter des ♀ in Tagen	X-Chromosom außen = ♀	X-Chromosom innen = ♂	Zahl der Spindeln ohne nachhinkendes X-Chromosom	Bemerkungen
1	4	1	1	33	X-Chromosom z. T. außerhalb der Tochterplatten
2	4	1	1	63	desgleichen
3	4	13	11	17	
4	4	—	2	64	desgleichen
5	3	10	19	40	
6	4	14	8	16	
7	4	6	14	16	
8	4	7	10	19	
9	4	5	14	27	
10	4	4	7	45	desgleichen
11	4	2	2	57	desgleichen
12	4	9	14	—	X-Chromosom in allen Spindeln d. Geleges sichtbar
13	4	15	18	56	
14	4	12	21	37	
15	4	2	4	31	lauter Chromosomenplatten
		101	146	521	

[1]) In Spindelseitenansichten gibt das photographische Bild natürlich nicht den ganzen Ring, sondern nur die zufällig in der optischen Ebene liegenden Chromatinbrocken wieder.

überreifen Eier gibt die Tabelle 2. Sie zeigt, daß fast in allen Gelegen das X öfters nach innen wandert, als nach außen in den Richtungskörper; mit anderen Worten, die Zahl der gereiften Eier mit 30 Chromosomen ist größer als die mit 29, und zwar haben wir im gesamten 101 mit 29 und 145 mit 30 Chromosomen, das macht also ein Sexualverhältnis von

100 ♀ : 144 ♂.

Bei normaler Eiablage am ersten Tag des Schlüpfens des Weibchens betrug das Sexualverhältnis

100 ♀ : 74 ♂.

Durch diese Gegenüberstellung springt am ehesten die Größe der Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses in die Augen. Die Zahl der Männchen ist verdoppelt.

In einem Gelege (Nr. 12) ist das X-Chromosom in allen Spindeln sichtbar. In Nr. 15 ist das X durch Auszählen von Chromosomenplatten festgestellt. Beide Fälle sind also besonders wichtig und beweisend.

5. Temperaturexperimente.

Die ideale Versuchsanordnung wäre die, die veränderte Temperatur nur sozusagen im kritischen Moment einwirken zu lassen, bis sich das X-Chromosom für einen Weg entschieden hat, oder, falls es Neigung zum Verharren zeigt, bis die Autosomengruppen so weit vorgerückt sind, daß es diese nicht mehr einholen kann. Ganz in dieser Weise läßt sich das Experiment aus vielen Gründen nicht einrichten. Wir bringen vielmehr das Weibchen selbst, unmittelbar nach der Begattung, in den Brut- oder Eisschrank. Da es sofort mit der Eiablage beginnt, werden die ersten Eier die veränderte Temperatur im entscheidenden Moment noch kaum verspürt haben; alle späteren schon, nur befanden sich diese dann auch schon geraume Zeit im mütterlichen Leibe unter der abgeänderten Temperatur. Ist die erste Reifeteilung der zuerst abgelegten Eier bis zur späten Anaphase vorgerückt, so wird das ganze inzwischen entstandene Gelege fixiert. Die zuletzt gelegten Eier zeigen uns, wenn sie die Anaphase noch nicht begonnen haben, die Wirkung der veränderten Temperatur auf die Ovarialeier.

a) Wärmeexperimente.

Die Weibchen von *Talaeporia* und die frisch gelegten Eier vertragen auf kurze Zeit eine Temperatur bis gegen 40°. Dabei verläuft die Reifeteilung zwei- bis dreimal so rasch wie bei normaler Zimmertemperatur. Es verblüfft nun, daß die erste Reifespindel des Wärmeeies genau aus-

sieht wie die der überreifen Eier. Auch hier kommt das Eliminationschromatin außerhalb des Spindelraumes zu liegen (Taf. XIII, Fig. 10, die schwarzen Kugeln links und rechts der Spindel), auch hier findet die Abschmelzung oft in den Raum zwischen Autosomenplatte und den Spindelpol statt. Deshalb überrascht es keineswegs, daß die Wirkung der Wärme auf das X-Chromosom in der Hauptsache auch dieselbe ist wie bei der Überreife. Die Tabelle 3 stellt die Zahl der beobachteten nachhinkenden X-Chromosomen zusammen. In allen Gelegen (außer Nr. 3) treffen wir es öfters in der inneren Spindelhälfte als in der äußeren; d. h. also, die Zahl der gereiften Eier mit 30 Chromosomen ist größer als die mit 29. Im gesamten haben wir 84 mit 30 Chromosomen und 52 mit 29. Das macht ein Sexualverhältnis von

$$100\ ♀ : 162\ ♂.$$

Die Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses zugunsten der Männchen ist noch etwas stärker als bei Überreife. — Da immer noch Zweifel bestehen könnten, ob das Auszählen der nachhinkenden X-Chromosomen

Tabelle 3. Wärmeexperimente.

Nr. des Geleges	Temp. währ. d. Eiablage	X-Chromosom außen = ♀	X-Chromosom innen = ♂	Zahl der Spindeln ohne nachhinkendes X-Chromosom	Bemerkungen
1	30–34°	3	12	10	
2	34°	—	—	25	2 X liegen unentschieden in der Spindelmitte
3	30—34°	4	4	6	
4	32–35°	13	15	—	lauter Chromosomenplatten
5	35°	—	1	19	
6	35—36°	10	11	16	
7	35°	4	6	46	
8	35°	—	—	13	1 X unentschieden in der Spindelmitte
9	30°	9	21	33	
10	35—37°	9	14	—	lauter Chromosomenplatten
		52	84	168	

auch ein untrügliches Bild des Geschlechtsverhältnisses gibt, so haben wir in zwei dafür besonders günstigen Gelegen Nr. 4 und 10 die Chromosomen sämtlicher einwandfreien Tochterplatten ausgezählt und kommen dabei auf eine neue Bestätigung der Annahme.

Nun zeigen die Wärmeeier aber doch noch eine Eigentümlichkeit, die nur ihnen zukommt, wenigstens nach meinen Beobachtungen. Relativ häufig fällt nämlich ein auffällig starkes Nachhinken des X-Chromo-

soms auf (vgl. Taf. XIII, Fig. 10); selbst auf dem Stadium der Metaphase der zweiten Reifeteilung hat es gelegentlich die Autosomen noch nicht eingeholt und, was nun sehr wichtig ist, in zwei Gelegen (Nr. 2 und 8) liegt es in drei Fällen noch in der alten Äquatorialebene und wird, soviel wie sicher, keine der Autosomengruppen mehr erreichen.

Was wird die Folge sein? Bei der getroffenen Versuchsanordnung wird dadurch der Prozentsatz der Weibchen um eine Kleinigkeit größer, was weiter nicht von Belang ist, was aber eine interessante Perspektive eröffnet. Stellen wir uns vor, wir würden von einer Rasse ausgehen, deren X-Chromosomen in allen Spindeln nachhinken, so würden wir mit steigender Temperatur und besserer Versuchsanordnung vorerst eine immer stärkere Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses zugunsten der Männchen erhalten. Ob das bis zu dem Extrem — lauter Männchen — führen könnte, ist fraglich, immerhin aber denkbar. Würden wir die Temperatur weiter steigern, so müßte die Zahl der X-Chromosomen, die in der Äquatorialebene der ersten Reifeteilung stecken bleiben, immer größer werden. Damit würden wieder Weibchen auftauchen, ihr Prozentsatz würde sich steigern und vielleicht im Extrem zu einer Kultur mit lauter Weibchen führen.

Eine rein experimentelle Arbeitsmethode würde wohl nie zu einer befriedigenden Lösung solcher Ergebnisse kommen, die so einfach ist, wenn die chromosomalen Vorgänge befragt werden. Der Fall ist typisch und lehrreich.

Ein Vorauseilen der X-Chromosomen bei der Reduktionsteilung, wie bei der Überreife (Taf. XIII, Fig. 8), zeigen die Wärmeeier nicht. Aus den Beobachtungen des gelegentlichen auffällig starken Nachhinkens, das ja für die Wärmeeier charakteristisch ist, möchte man im Gegenteil schließen, daß die Zahl der Spindeln mit nachhinkendem X-Chromosom vergrößert würde, d. h., daß X-Chromosomen, die bei normaler Temperatur mit den Autosomen voranmarschiert wären, bei Wärmeeinwirkung nachhinken. Ob das der Fall ist oder nicht, kann vorläufig noch nicht mit Sicherheit entschieden werden.

b) Kälteexperimente.

Die Kälteexperimente gelingen nur mit Schwierigkeiten. Bringt man die begatteten Weibchen in zu niedrige Temperatur, so hören sie einfach auf, Eier zu legen und warten ab. In höhere Temperatur zurückversetzt, erfolgt die Ablage normal, wenn das Weibchen inzwischen seinen Spermavorrat nicht verloren hat, was anscheinend bei Kälteeinwirkung leicht vorkommt. Die unterste Grenze, bis zu der wir gehen konnten, war etwa 5°. Unterbrach dabei ein Weibchen die Ablage, so wurde es für einen

kurzen Moment aus dem Eisschrank herausgenommen, angehaucht und sofort wieder zurückversetzt.

Die Reifeteilung verläuft bei dieser Temperatur natürlich bedeutend langsamer als bei normaler Temperatur, höchstens halb so rasch, bietet im übrigen aber gar nichts Besonderes. Wie üblich liegt das Eliminationschromatin, wenn welches ausgeschieden wird, in der Äquatorialebene oder doch in dem Raume zwischen beiden Tochterplatten der ersten Reifeteilung (Taf. XIII, Fig. 11, 12, zufällig keines vorhanden). Höchstens fällt bei den Kälteeiern auf, daß die Reste der Nährzellen oft noch sichtbar sind, und die Spindeln noch weniger als sonst eine konstante Orientierung zur Eioberfläche einnehmen, was ja alles verständlich ist, da die Kälte entwicklungshemmend wirkt, und die Spindel sozusagen erst im letzten Moment orientiert wird. Die Zahlen der Spindeln mit nachhinkendem X-Chromosom sind in Tabelle 4 zusammengefaßt. Die Gelege wurden leider etwas zu früh fixiert, die Eier sind meist erst in früher Anaphase, und die X-Chromosomen liegen oft noch unentschieden in der Spindelmitte (siehe Tabelle und Taf. XIII, Fig. 11, 12).

Tabelle 4. Kälteexperimente.

Nr. des Geleges	Temp. währ. d. Eiablage	X-Chromosom außen = ♀	X-Chromosom innen = ♂	Zahl der Spindeln ohne nachhinkendes X-Chromosom	Bemerkungen
1	5°	—	—	31	
2	5°	12	7	5	8 X liegen unentschieden in der Spindelmitte
3	5°	6	7	9	5 X desgleichen
4	5°	5	2	47	
5	$8^1/_2$°	4	6	19	1 X desgleichen
6	4—5°	10	3	27	8 X desgleichen
7	3—5°	8	5	52	3 X desgleichen
8	4—5°	4	2	9	
		49	32	199	

In allen Gelegen, bei ungefähr 5° ab gelegt, treffen wir das X-Chromosom, im Gegensatz zu den Wärme- und Überreifeeiern, öfters in der äußeren Spindelhälfte als in der inneren. Die beiden Ausnahmen, Gelege Nr. 3 und Gelege 5, bei $8^1/_2$° abgelegt, stören die Eindeutigkeit des Experimentalergebnisses nicht; beide Fälle sind nach den Gesetzen der Wahrscheinlichkeit und der Art der Versuchsanordnung möglich. Im gesamten treffen wir das X-Chromosom 49mal im Richtungskörper und 32mal in der inneren Spindelhälfte. Das macht ein Sexualverhältnis von

49 ♀ : 32 ♂ oder 100 ♀ : 65 ♂.

6. Das Sonderverhalten des X-Chromosoms bei der Reduktionsteilung.

Talaeporia tubulosa könnte vielleicht ein Objekt werden, um eine Frage experimentell anzugreifen, die nicht uninteressant wäre, die Frage nämlich: Warum verhält sich das X-Chromosom bei der Reduktionsteilung anders als die Autosomen, warum eilt es diesen voraus oder hinkt ihnen nach? Man möchte denken, daß diese Frage eine Strecke weit parallel gehen könnte mit der, die uns in dieser Arbeit beschäftigt hat. Deshalb sollen die hierher gehörigen Beobachtungen zusammengestellt werden. Wie wiederholt betont, hinkt das X-Chromosom bei *Talaeporia* nicht in allen Spindeln den Autosomen nach, oft wandert es mit den Autosomen zusammen an den Spindelpol. Es wäre wünschenswert gewesen, diesen Tatsachen statistisch nachzugehen. Das könnte jedoch nur dann zu beweisenden Schlüssen führen, wenn wir von einem Material ausgehen könnten, das in der Frage des Nachhinkens der X-Chromosomen genetisch untersucht und analysiert wäre, oder doch zum mindestens sich als sehr einheitlich erwiesen hätte. Ein solches Material besaßen wir nicht. Trotzdem die Gelege im günstigsten Moment, vor der vorgerückten Anaphase, fixiert wurden, zeigen manche in den Spindeln der Reduktionsteilung kein nachhinkendes X, andere Gelege wieder haben es in allen oder fast allen Spindeln (vgl. die früheren X-Chromosomentabellen, die die Zahlen der Spindeln ohne nachhinkendes X mit enthalten!). Zu all dem kommt nun noch, daß die Spindeln, die uns zum Vergleich zur Verfügung stehen, nicht gleich alt sind und bei verzögerter Elimination meist nicht entschieden werden kann, ob ein nachhinkendes X vorhanden ist oder nicht. Es mag aber doch lehrreich sein, die Beobachtungen zusammenzustellen. Wir haben in dem Liepnitz-Tornower Material bei

Überreife	240	Spindeln	mit	nachhinkendem	X-Chr.,	521	ohne
Wärme	88	»	»	»	»	168	»
Kälte	106	»	»	»	»	199	»
Zimmertemperatur	106	»	»	»	»	138	»
	540					1026	

Zwischen den normalen Eiern und den übrigen ist also kein großer Unterschied (wenn in Wirklichkeit überhaupt einer besteht, was mir fraglich scheint!). Überreife-, Wärme- und Kälteeier verhalten sich genau gleich in bezug auf das Verhältnis der beiden Spindelarten. Es kommen auf eine Spindel mit nachhinkendem X-Chromosom ungefähr zwei ohne ein solches. Deshalb dürfen wir jedenfalls als sehr wahrscheinlich annehmen, daß die Ursachen, die das besondere Benehmen

der X-Chromosomen hervorrufen, durch die Überreife, Wärme und Kälte nicht, oder doch nicht wesentlich berührt werden. Die Übereinstimmung zwischen den unbeeinflußten und beeinflußten Eiern führt zur Vorstellung, daß das ganze Sonderverhalten der X-Chromosomen allein aus ihrer Univalenz folgt, nichts mit ihrer substantiellen Beschaffenheit zu tun hat und zum größten Teil zufälliger Natur sein mag. So sind die kleinen Abweichungen, bei Überreife das gelegentliche Vorauseilen der X-Chromosomen, bei Wärme das gelegentlich auffällig starke Nachhinken, leicht verständlich und, so interessant diese Beobachtungen für die Fragen der Mechanik des Teilungsvorganges sind, nur dann von größerer Bedeutung, wenn sie zu einer Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses führen.

7. Zusammenfassung der Ergebnisse.

Die Frage, von der wir ausgingen: Kann Temperatur, kann Überreife den Verlauf der geschlechtsbestimmenden Reifeteilung beeinflussen? dürften die geschilderten Experimente eindeutig entscheiden. Bei Wärmeeinwirkung und Überreife zeigt das X-Chromosom aus Gründen, denen wir vorerst nicht nachgehen wollen und können, die Tendenz, mit Vorliebe nach innen in den weiblichen Pronucleus zu wandern, bei Kälte geht es umgekehrt mit Vorliebe nach außen in den Richtungskörper. Dadurch wird das Sexualverhältnis verschoben, im ersten Fall zugunsten der Männchen, im zweiten zugunsten der Weibchen.

Die Übereinstimmung, die wir zwischen Überreife und Wärme finden, zeigt sich auch im ganzen übrigen Verlauf der ersten Reifeteilung. Das ist verständlich, da die Wärme die Entwicklung beschleunigt, wir also in beiden Fällen alte Eier vor uns haben. Die Kälte im Gegenteil verzögert die Entwicklung; oft finden wir in der Nähe des Eikernes noch unverdaute Reste der Nährzellen neben andren Merkmalen, die sonst nur Ovarialeiern zukommen; Kälteeier sind also junge Eier, und wir können somit die Resultate der Experimente vielleicht auch so zusammenfassen:

Alte Eier ergeben einen Männchenüberschuß, junge einen Weibchenüberschuß.

Die Frage, ob diese Fassung stimmt oder nicht, soll im Moment noch offen bleiben. Sie kann experimentell angegriffen werden. Doch soll das eine spätere Aufgabe sein, die uns in die Richtung führen wird, in welcher wohl die tieferen Gründe für das Verhalten der X-Chromosomen zu suchen sind.

Mit Hilfe der Wahrscheinlichkeitsrechnung könnte gezeigt werden, daß die experimentell hervorgerufene Geschlechtsverschiebung nicht zufälliger Natur sein kann. Doch dürfte das überflüssig sein; denn allein die Tatsache, daß von den 33 tabellarisch zusammengestellten Experimenten (siehe S. 256, 258 u. 260) 22 gleichsinnig ausfallen, 7 ein neutrales Ergebnis zeigen und nur 4 eine schwache gegenteilige Abweichung aufweisen, wird zur Genüge beweisend sein. Namentlich wenn man berücksichtigt, daß nach der ganzen Versuchsanordnung und den relativ kleinen Zahlen im Einzelfall, neutrale, selbst abweichende Ergebnisse erwartet werden müssen.

Da die Möglichkeit, daß die Spermatozoen schuld sein könnten an der Geschlechtsverschiebung, so viel wie ausgeschlossen ist, bleibt nur noch zu erwägen, ob die Methode, die wir benutzten, zur Feststellung des Geschlechtsverhältnisses — das Auszählen der nachhinkenden X-Chromosomen — zuverlässig ist. Dazu ist folgendes zu sagen:

1. Daß Eier mit X-Chromosomen Männchen geben, Eier ohne X Weibchen, kann nicht bezweifelt werden.

2. Das Geschlechtsverhältnis, festgestellt nach der Zahl der nachhinkenden X-Chromosomen, ist in einem gegebenen Material gleich dem Geschlechtsverhältnis, festgestellt aus der somatischen Chromosomenzahl der Embryonen (vgl. S. 254).

3. Zählten wir in dazu günstigen, experimentell beeinflußten Gelegen sämtliche einwandfreien Chromosomenplatten aus, so fanden wir ohne Ausnahme die Geschlechtsverschiebungen, die für die betreffenden Experimente typisch sind (vgl. Tabelle 2 Nr. 15 und 3 Nr. 4 und Nr. 10).

4. Hatten zufällig in einem beeinflußten Gelege alle Spindeln nachhinkende X-Chromosomen, so war das Sexualverhältnis wieder so, wie es für das betreffende Experiment erwartet werden muß (vgl. Tabelle 2 Nr. 12).

5. Die Ursachen, die das Nachhinken der Geschlechtschromosomen bewirken, werden durch Überreife, Wärme und Kälte überhaupt nicht, oder doch nicht wesentlich berührt; in diesem Falle jedenfalls gleichsinnig. Was die Geschlechtsbestimmung anbelangt aber verhält sich Kälte konträr. Danach kann nicht mehr gezweifelt werden, daß der eingeschlagene Weg zu zuverlässigen Resultaten führt.

Wir erhielten bei

		♀ : ♂		♀ : ♂
Überreife	(12—16°)	100 : 144	oder in %	41,1 : 58,9
Wärme	(30—37°)	100 : 162	» » »	38,2 : 61,8
Zimmertemperatur	(12—16°)	100 : 74	» » »	57,5 : 42,5
Kälte	(3—8½°)	100 : 65	» » »	60,5 : 39,5

Aus dieser Zusammenstellung ist ersichtlich, daß der Prozentsatz der Männchen steigt mit steigender Temperatur. Das Tempo der Männchenzunahme müßte im einzelnen noch ausgearbeitet werden, doch dürfte es nach den Experimenten nicht schwer sein, vorauszusagen, bei welcher Temperatur wir ungefähr ein Sexualverhältnis von 1 : 1 erhalten würden. Wir sind damit imstande, innerhalb weiter Grenzen jedes gewünschte Sexualverhältnis experimentell zu erzeugen. Zweifellos ließen sich auch die Geschlechtsverhältnisse bei besserer Versuchsanordnung noch weiter verschieben, und es ist denkbar, daß die Endziele — lauter Männchen im einen, lauter Weibchen im andren Falle — erreicht werden könnten.

Immerhin, ganz so einfach, wie es scheinen mag, liegen die Verhältnisse vielleicht doch nicht. Mit steigender Temperatur steigt zwar die Zahl der Männchen, aber durch die Beschleunigung des Teilungstempos kommt schließlich ein Moment, wo gelegentlich das X-Chromosom die stark vorauseilenden Autosomen nicht mehr einholen kann, etwa schon in der Äquatorialebene der ersten Reifeteilung liegen bleibt. Damit nimmt die Zahl der Männchen wieder ab, und die der Weibchen steigt. Wie weit das führen könnte, müßten neue Experimente zeigen.

Daß die zwei Faktoren — Temperatur und Überreife —, mit denen wir arbeiteten, auch in der Natur eine große Rolle spielen, ist selbstverständlich. Deshalb haben wir ihnen gerade den Vorzug gegeben. Wenn wir auch nicht behaupten wollen, daß die verschiedenen Sexualverhältnisse, die wir von einigen Lokalitäten (vgl. Tabelle 1) in freier Natur an erwachsenen Raupen fanden, einen Schluß zulassen auf die primären Sexualverhältnisse, so sind die großen Verschiedenheiten doch sehr auffällig. Nach den Experimenten können wir erwarten, daß das mittlere, primäre Sexualverhältnis eines Fundplatzes proportional ist der mittleren Ortstemperatur der Monate, in denen das Schlüpfen erfolgt (April, Mai, Juni). Es ist weiter zu erwarten, daß in den einzelnen Jahren starke Schwankungen vorkommen, erfolgt doch das Schlüpfen in den Monaten mit sehr starken Temperaturschwankungen. An den ersten sonnigen Frühlingstagen verlassen die erwachsenen Raupen ihre Winterverstecke, spinnen sich an und verpuppen sich. Erfolgt ein Wettersturz, so kann das Schlüpfen zwar verzögert werden, aber, wie es scheint, nur innerhalb relativ geringer Grenzen (nach einigen Experimenten!); schließlich erfolgt doch das Schlüpfen und die Eiablage bei Kälte, und wir werden einen Überschuß an Weibchen erhalten.

Ist das Frühjahr kalt und rauh, so bleiben die Tiere in ihren Verstecken, das Anspinnen und die Verpuppung werden verzögert, und das

Schlüpfen fällt spät (1919 z. B. Mitte Juni, 1—1½ Monate später als 1918) und in eine Zeit mit schon hoher Tagestemperatur. Wir werden so ein normales Sexualverhältnis oder gar einen Männchenüberschuß erhalten.

Stark spielt aber auch der andre Faktor, die Überreife, mit. Den zuerst schlüpfenden Weibchen kann es leicht passieren, daß sie lange auf Männchen warten müssen, noch mehr den zuletzt schlüpfenden, die wohl gar oft »sitzen bleiben«. Wichtiger ist, daß in manchen Jahren vorwiegend überreife Eier abgelegt werden; denn *Talaeporia* ist in manchen Jahren zwar sehr häufig; an günstigen Fundplätzen hängt an jedem stärkeren Fichtenstamm mindestens ein Sack. Das ist aber auch die günstige Zeit für den Schmarotzer, die Schlupfwespe, die *Talaeporia* befällt. Jene vermehrt sich ungeheuer, und die Folge ist, daß im nächsten oder übernächsten Jahr am selben Fundplatz nur ganz vereinzelt und selten *tubulosa*-Säcke gefunden werden können (die Größen der Zahlen in Tabelle 1 geben eine richtige Vorstellung von der Häufigkeit des Vorkommens in den Jahren 1916—1919). In solchen Jahren wird es fast Regel sein, daß die wenigen weiblichen Tiere mehr oder minder lang auf das Anfliegen der Männchen warten müssen. Oft findet man auch tatsächlich die Weibchen wartend an den Säcken hängen (eigene Beobachtungen in Tornow und Liepnitz); kommt kein Männchen, so fallen sie vom Sack, ohne Eier zu legen. Leere weibliche Säcke werden häufig angetroffen. Nach solchen Jahren wird ein Überschuß an Männchen vorhanden sein.

Die Resultate, die wir gewonnen haben, gelten selbstverständlich vorerst nur für *T. tubulosa*. Die Experimente nahmen ihren Ausgangspunkt ganz von chromosomalen Beobachtungen und Überlegungen, von der Anwesenheit des unpaaren X-Chromosoms im Ei, der Beobachtung, daß es in der frühen Anaphase der geschlechtsbestimmenden Reifeteilung oft unentschieden in der Äquatorialebene liegt, gleichsam zaudernd, nach welcher Richtung es sich wenden soll und der Vorstellung, daß es in diesem Augenblick leicht gelingen möchte, dem X-Chromosom einen bestimmten Weg vorzuschreiben. Die Experimente bestätigten die Vorstellung, und wir dürfen annehmen, daß sie in ähnlicher Weise auch bei andren Schmetterlingen, vielleicht selbst bei andren Tierklassen, mit unpaarem X im weiblichen Geschlecht, ausfallen würden, was praktisch namentlich bedeutungsvoll werden könnte.

Welche Ergebnisse ähnliche Experimente in Fällen haben würden, wo der XY-Typus vorhanden ist, läßt sich nicht voraussagen. Wir haben

Anhaltspunkte dafür, daß hier das Resultat negativ sein würde; wenigstens ergaben einige Experimente mit *Phragmatobia fuliginosa* keine erkennbare Abweichung vom normalen Sexualverhältnis. Doch soll weiteren Untersuchungen nicht vorgegriffen werden.

Da die cytologische Bearbeitung dieser Geschlechtsbestimmungsexperimente sehr mühsam und zeitraubend ist, war meine ursprüngliche Absicht, nur zur Orientierung die Reifeteilung der beeinflußten Eier zu untersuchen und in der Hauptsache die Wärme-Kälte-Überreifegelege aufzuziehen, zusammen mit Gelegen bei Zimmertemperatur und im Freien gelegt an verschiedenen Lokalitäten. Die Zuchten waren sorgfältig und auf breiter Basis angelegt, fielen aber leider alle einer militärischen Einquartierung zum Opfer, so daß ich nach dieser Seite meine Ergebnisse nicht vervollständigen kann.

8. Literatur.

Talaeporia tubulosa dürfte der erste Fall sein, in dem es gelang, eine in den Ursachen klare und eindeutige Geschlechtsverschiebung durch Beeinflussung des Chromosomenmechanismus zustande zu bringen. Nicht damit können natürlich die Fälle verglichen werden, wo durch Ausschaltung der einen Art der Keimzellen (Correns: *Melandrium*), oder durch Bastardierung (Goldschmidt: *Lymantria*), oder durch veränderte Ernährungsverhältnisse (Baltzer: *Bonellia*) das Geschlechtsverhältnis beeinflußt wurde.

Im Prinzip ähnlich wie bei *Talaeporia* müssen die Verhältnisse bei den Blattläusen liegen (Morgan). Auch hier greifen Faktoren in den normalen Ablauf des Geschlechtschromosomenmechanismus ein und zwar so, daß bei der Reifeteilung im Ei das eine der X-Chromosomen (bei den Aphiden ist das weibliche Geschlecht monogametisch, besitzt also zwei X-Chromosomen im Ei!) ungeteilt in den Richtungskörper gelangt, somit die männliche Garnitur zurückbleibt und das Auftreten der zweigeschlechtlichen Generation aus der parthenogenetischen dadurch bewirkt wird. Nur kennen wir in diesem Fall die Ursachen nicht, die geschlechtsbestimmend wirken. Durch eine ähnliche Chromosomenregulation vollzieht sich auch der Generationswechsel von *Angiostomum* (Boveri-Schleip). Aber auch hier kennen wir die bestimmenden Ursachen nicht.

Es ist möglich, daß die Überreifeexperimente an *Talaeporia* den Schlüssel geben zum Verständnis der Überreifeexperimente Rich. Hertwigs und seiner Schüler Kuschakewitsch und Witschi an *Rana temporaria* und *esculenta*. Hier wie dort bewirkt Überreife ein Verschieben des

Geschlechtsverhältnisses zugunsten der Männchen, bei *Rana* gelingt die vollständige Ausschaltung der Weibchen. Man möchte demnach schließen, daß die Geschlechtsverschiebung durch die Beeinflussung des X-Chromosomenmechanismus erfolgt, wie bei *Talaeporia*, und auch bei *Rana* das weibliche Geschlecht das digametische ist. Schon Hertwig hat diese Möglichkeit vorausgesagt und diskutiert, auch Goldschmidt legt sie seiner Interpretation der Hertwigschen Experimente zugrunde. Sie gewinnt durch die Befunde an *Talaeporia* an Wahrscheinlichkeit; die Frage kann aber natürlich nur durch die direkte Untersuchung gelöst werden. Die ist um so dringender zu wünschen, als die Verhältnisse bei *Rana* kompliziert liegen.

Sehr interessant für unsre Zwecke ist die Serie von Experimenten, die Helen King an *Bufo lentiginosus*, der nordamerikanischen Kröte, ausführte, weil sie von ähnlichen Fragen ausging, wie wir. Können Temperatur- und andre Einflüsse während der Befruchtung das Geschlechtsverhältnis beeinflussen? Welchen Einfluß hat Überreife? King kommt zu dem Schlusse, daß Überreife und Temperatur keinen Einfluß haben. Wohl aber wirken andre Faktoren. Werden die Kröten gezwungen, ihre Eier auf dem Lande abzulegen, oder findet künstliche Befruchtung außerhalb des Wassers statt, oder erfolgt die Ablage in hypertonische Lösungen, so entsteht ein starker und unzweideutiger Weibchenüberschuß (bis 75%), während Ablage in säurehaltiges Wasser einen Männchenüberschuß hervorruft. Über die Ursache der Abweichung besteht aber keine Klarheit, ebensowenig über den Weg, auf dem sie sich vollzieht. Es ist möglich, daß auch hierauf die Chromosomenuntersuchung wertvolles Licht werfen würde.

Neuerdings berichtet Mohr über den Einfluß der Radiumstrahlen auf Chromatinreifung und Heterochromosom einer Locustide *Decticus*. Es zeigte sich, daß bei genügender Dosierung zwar die Reifeteilung beeinflußt wird und starke Störungen in der Chromosomenverteilung auftreten. Da aber Heterochromosom und Autosomen sich genau gleich verhalten, so wirkt die Bestrahlung nicht geschlechtsbestimmend.

Die vorliegende Arbeit ist die erste einer Serie von Arbeiten, die folgen werden und die während des Krieges im K. W. Institut für Biologie ausgeführt wurden.

Literaturverzeichnis.

Baltzer, F. 1914. Die Bestimmung des Geschlechtes nebst einer Analyse des Geschlechtsdimorphismus bei Bonellia. Mitteil. Zool. Stat. Neapel. Bd. XXII.

Boveri, Th. 1911. Über das Verhalten der Geschlechtschromosomen bei Hermaphroditismus. S. B. Phys. med. Ges. Würzburg.

Correns, C. 1917. Ein Fall experimenteller Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses. Sitzungsber. d. pr. Akad. d. Wissensch. LI.

Goldschmidt, R. 1913. Einführung in die Vererbungswissenschaft. 2. Aufl.

Hertwig, R. 1912. Über den derzeitigen Stand des Sexualitätsproblems nebst eigenen Untersuchungen. Biol. Centralbl. Bd. XXXII. Nr. 1—3.

King, Helen. 1909—1912. Studies on Sex-Determination in Amphibians. II—V. Biol. Bulletin. Vol. XVI, Nr. 2; Vol. XVIII, Nr. 3; Vol. XX, Nr. 4. Journal of experim. Zoology. Vol. XII, Nr. 3.

Mohr, Otto L. 1919. Mikroskopische Untersuchungen zu Experimenten über den Einfluß der Radiumstrahlen und der Kältewirkung auf die Chromatinreifung und das Heterochromosom bei Decticus verrucivorus (♂). Arch. f. mikr. Anat. Bd. XCII, I.

Morgan, T. H. 1909, 1912. Sex determination in Phylloxerans and Aphids. Journ. Exp. Zool. VII and XII.

Schleip, W. 1911. Das Verhalten des Chromatins bei Angiostomum nigrovenosum. Arch. f. Zellf. Bd. VII.

Seiler, J. 1917. Geschlechtschromosomenuntersuchungen an Psychiden. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererb. Bd. XVIII. Heft 2.

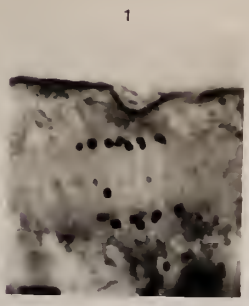
Witschi, E. 1914. Studien über die Geschlechtsbestimmung bei Fröschen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXXXVI. Abt. II.

Tafelerklärung.

Tafel XIII.

Sämtliche Photographien sind unretuschiert, Vergrößerung etwa 1500mal.

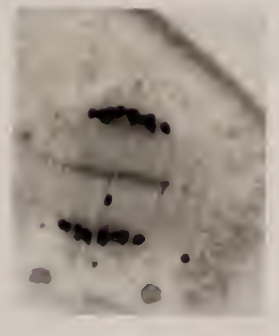
Fig. 1— 3 Anaphasen der ersten Reifeteilung der normalen Eier.
4— 8 » » » » » überreifen »
9—10 » » » » » Wärme- »
11—12 » » » » » Kälte- »

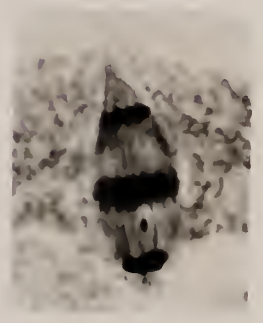

1

2

3

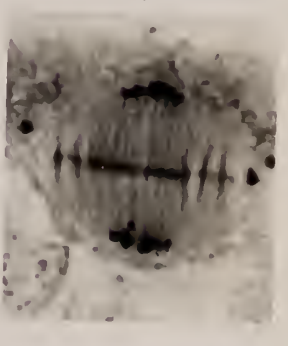
4

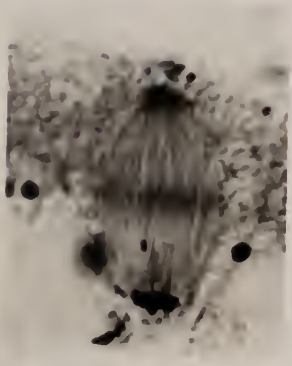

5

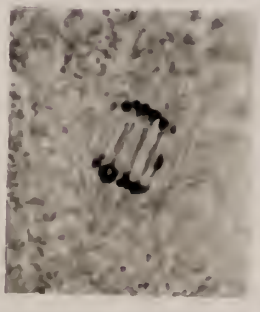

6

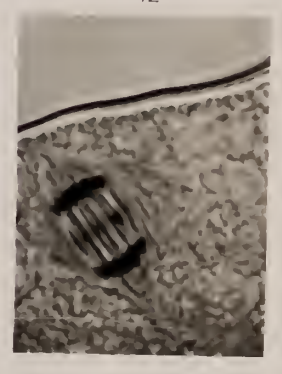
7

8


9


10


11


12

Phot Bengelsdorff-Seiler.

Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig Neue Photographische Gesellschaft A.-G. Berlin-Steglitz

Über pigmentfreie Ausläufer, Kerne und Centren der Melanophoren bei den Fröschen.

Von

Prof. **W. J. Schmidt**

in Bonn (Zoolog. Institut).

Mit Tafel XIV.

Die Melanophoren oder schwarzen Pigmentzellen der Frösche sind diejenigen Elemente der Haut, auf deren Tätigkeit in erster Linie der Farbwechsel beruht. Wie nämlich zuerst von Axmann 1847 geschen (vgl. Brücke 1852, S. 198, Anmerkung), spielen sich an ihnen Verlagerungen des körnigen Pigmentes (der Melaningranula) ab, derart, daß die Zelle bald als braunschwarzer, reich verästelter, bald als tief dunkler, kleinerer, fortsatzloser, rundlicher Körper erscheint; zwischen beiden Zuständen finden sich alle Übergänge. Die Bedeutung der Melanophoren für die Färbung läßt sich ganz allgemein so aussprechen, daß die Haut um so dunkler erscheint, auf eine je größere Fläche ihr Pigment ausgebreitet ist, um so heller dagegen, je mehr es auf einen kleinen Raum zusammengedrängt wird. Doch werden die ganzen Vorgänge durch die Mitwirkung von weiteren Farbzellen (insbesondere der Gelbzellen und Guanophoren) und die gesetzmäßige Anordnung aller an der Färbung beteiligten Elemente verwickelter, worauf hier nicht näher eingegangen werden kann.

Hinsichtlich des Zustandekommens der erwähnten funktionellen Erscheinungsformen an den Melanophoren standen sich bei den Amphibien wie bei den übrigen in Frage kommenden Gruppen (Fische, Reptilien) lange Zeit zwei Anschauungen gegenüber: die einen Forscher nahmen an, daß die Zelle amöboide Fortsätze aussende und einziehe, die anderen dagegen, daß die verästelte Form der Zelle dauernd erhalten bleibe und nur das Pigment bald die gesamte Zelle bzw. vornehmlich ihre Peripherie einnehme (»Expansion«), bald dagegen sich in ihrem mittleren Teil ansammle (»Ballung«). Es erübrigt sich, hier auf die Anschauungen der zahlreichen älteren Autoren, die sich mit dieser Frage bei den Amphibien beschäftigt haben, einzugehen, da schon bei van Rynberk (1906, S. 478—494), Gaupp (1904, S. 506—512) und Fuchs (1914, S. 1488—1490) ausführlich

hierüber berichtet wird. Nur sei hervorgehoben, daß manche Vertreter der letztgenannten Anschauung (z. B. Virchow, Biedermann, Schuberg) auch eine gewisse Formveränderlichkeit der Zelle zulassen und so eine vermittelnde Stellung einnehmen. In der letzten Zeit fand die Auffassung, daß die Tätigkeit der Melanophoren auf intracellulärer Körnchenströmung bei dauernd unveränderter Zellform beruhe, immer mehr Anhänger, da diese Anschauung auch bei Fischen und Reptilien sich gegenüber der andern als siegreich erwies.

Neuestens aber hat Davenport Hooker (1913, 1914) für die cutanen Melanophoren von *Rana fusca* mit aller Bestimmtheit wieder den gegenteiligen Standpunkt vertreten: die schwarzen Farbzellen sollen sich in vorgebildeten, vielleicht endothelial ausgekleideten Höhlungen nach Art von Amöben als Ganzes ausdehnen und zusammenziehen. Für die Einzelheiten der Hookerschen Darstellung verweise ich auf meinen Aufsatz im Biologischen Zentralblatt (1919). Dort haben auch einige Mitteilungen von Holmes (1913a und b) Berücksichtigung gefunden, der an isolierten Melanophoren des Frosches amöboide Bewegungen beobachtete. Leider sind mir die beiden Arbeiten von Holmes bisher nur durch die kurze Angabe ihres Inhaltes in der Bibliographia zoologica zugänglich geworden, während ich das Original noch nicht einsehen konnte. Aber schon jetzt möchte ich hervorheben, daß das Auftreten amöboider Bewegungen an isolierten Chromatophoren, also unter ganz anders gearteten, von den natürlichen Verhältnissen durchaus abweichenden Bedingungen nicht als Beweis dafür gelten kann, daß normalerweise die Melanophorentätigkeit nach Art amöboider Bewegungen sich vollzieht. Wären die Angaben von Hooker richtig, dann klaffte ein schwer verständlicher Gegensatz zwischen den Melanophoren der Fische und Reptilien einerseits und der Amphibien andererseits.

Der Hauptgrund für die Auffassung, daß die verästelte Form der Melanophoren ständig erhalten bleibt, ist der schon öfter erbrachte Nachweis ihrer vom Pigment entleerten Ausläufer. Wenn die pigmentfreien Ausläufer oft an lebenden Zellen selbst nicht zu erkennen sind, so läßt sich doch manchmal feststellen, daß der Kern außerhalb der geballten Pigmentmasse liegt (vor allem Ballowitz bei Fischen); da nun der Kern niemals ganz vom Plasma entblößt sein kann, beweist ein derartiges Vorkommnis, daß mindestens ein pigmentfreier, den Kern umschließender Teil des Zellplasmas vorhanden ist.

Weiter beobachtete man gelegentlich in den Ausläufern nur ganz vereinzelte Pigmentkörnchen, die aber doch ausreichten, um den Verlauf der Zellfortsätze zu markieren. Ferner sah man öfter, daß um eine ge-

ballte Pigmentmasse herum Anhäufungen von Melanin zurückblieben, die in keinem unmittelbaren Zusammenhang zu dem geballten Pigment standen, ihrer Form und Lage nach aber nichts anderes sein konnten, als zu dieser Zelle gehörige, bei der Ballung in den Ausläufern zurückgebliebene Pigmentmassen.

Auch das Verhalten der Nerven zu den Melanophoren (der Fische) spricht nach den Untersuchungen von Ballowitz (1893) insofern gegen eine amöboide Tätigkeit, als bei geballtem Pigment das Nervennetz die gleiche Form und Lage zeigt wie bei expandiertem: die Nervenendigungen entfallen aber nicht nur auf den centralen Teil der Zelle, sondern auch auf die Gegend der Ausläufer, mögen diese nun durch Pigmenterfüllung sichtbar oder, pigmentfrei, nicht kenntlich sein.

Schließlich hat man sichergestellt, daß vor und nach einer Ballung des Pigmentes bei einer bestimmten Zelle die Ausläufer wesentlich die gleiche Verzweigungsform zeigten, was eher zu verstehen ist, wenn die verästelte Zellform ständig erhalten bleibt, als wenn es sich um das wechselvolle Spiel von Pseudopodien handelte.

Zwar zeigt keine dieser Beobachtungen unwiderleglich, daß pigmentfreie Ausläufer überhaupt nicht eingezogen werden können, und manche von ihnen lassen sich auch in anderem Sinne deuten, so z. B. daß die im Umkreis der geballten Pigmentmasse zurückgebliebenen Anhäufungen von Farbstoff wirklich ohne jede Verbindung mit dem centralen Teil der Zelle sind, abgeschnürte Plasmamassen darstellen, oder daß die gleiche Verästelungsform der Zelle vor und nach einer Pigmentballung darauf zurückzuführen ist, daß amöboide Ausläufer präformierte Lücken im Gewebe einhalten. Aber alle diese Tatsachen weisen so übereinstimmend nach der gleichen Richtung, daß jedenfalls eine ganz ungewöhnliche Skepsis dazu gehört, um ihnen gegenüber die intracellulären Körnchenströmungen abzulehnen und die Theorie vom amöboiden Aussenden und Einziehen von Ausläufern zu vertreten, für die nur der Schein spricht und die keine besonderen Gründe für sich ins Feld führen kann.

Zweifellos wäre die Lehre von den intracellulären Pigmentverlagerungen bei konstanter Zellform viel leichter und früher zur Anerkennung gelangt, wenn die pigmentlosen Ausläufer immer um die geballten Pigmentmassen herum zu sehen wären. Das ist aber in der Regel im Leben nicht möglich und auch am fixierten Präparat läßt sich bei den üblichen Färbungsmethoden gewöhnlich nichts davon beobachten. Die prächtigste Darstellungsmethode der pigmentfreien Ausläufer ist das Golgi-Verfahren, das gelegentlich solche Ausläufer mit der größten Deutlichkeit imprägniert (Ballowitz 1893). Aber nicht nur die bekannte Launenhaftigkeit dieses

Verfahrens ist seiner allgemeinen Anwendung für unseren Zweck ungünstig, sondern auch die Tatsache, daß die Golgi-Methode vielfach Ausgüsse von Gewebslücken geschwärzt zur Darstellung bringt (Secretcapillaren u. dgl.); insofern könnte der Vorwurf erhoben werden, daß die geschwärzten Gebilde im Umkreis der geballten Pigmentmasse nicht die Fortsätze selbst darstellten, sondern die ehemals von ihnen eingenommenen Gewebslücken.

Wie schon Zimmermann (1893b, S. 76) sich mit Vorteil der Eisenhämatoxylinfärbung bei Knochenfischen zum Nachweis der pigmentfreien Ausläufer bediente, so fand ich auch die gleiche Methode für denselben Zweck bei Fröschen sehr brauchbar, am besten nach Fixierung mit starkem Flemmingschen Gemisch und vor allem bei Nachbehandlung der Schnitte mit Chlor (s. u.). Fixierung mit Sublimat ist viel weniger vorteilhaft; doch gelingt es auch hierbei, die zu schildernden Verhältnisse zu beobachten, wenn man sich an den erstgenannten Präparaten mit ihnen vertraut gemacht hat. Die geringe Färbbarkeit der pigmentfreien Ausläufer, welche mehrere Autoren betont haben, ist zweifellos durch den großen Wassergehalt des Chromatophorenplasmas bedingt; denn das Plasma der Melanophoren muß im Leben eine sehr dünnflüssige Konsistenz besitzen, wenn die verhältnismäßig schnellen Verlagerungen der Pigmentkörnchen in ihm möglich sein sollen. Die der Fixierung nachfolgende Chlorbehandlung der Schnitte verstärkt die Färbbarkeit der pigmentfreien Ausläufer noch beträchtlich. Es sei hervorgehoben, daß die Eisenhämatoxylinfärbung sehr kräftig ausfallen muß, so daß die Präparate für andere Zwecke weniger brauchbar sind. Sind die Präparate gut gelungen, so lassen sich die pigmentfreien Ausläufer schon bei schwächerer Vergrößerung (300fach) leicht feststellen und unschwer von anderen Bildungen in der Haut (Bindegewebsfasern) unterscheiden. Übrigens kann man die vom Pigment entleerten Fortsätze der Melanophoren nach Fixierung mit Flemmingschem Gemisch auch mit Eosin (+ Thionin) hinreichend färben; allerdings ist der Kontrast gegen das umgebende Bindegewebe viel geringer und daher sind beträchtlich stärkere Vergrößerungen nötig, um ihrer ansichtig zu werden; auch ist die Färbung nicht lange haltbar. Ich hoffe, daß die folgende Darstellung, die ein leicht zugängliches Objekt betrifft und auf einfachen Methoden beruht, dazu beiträgt, die Lehre von den intracellulären Körnchenströmungen auch für die Amphibienmelanophoren mehr und mehr zu befestigen.

Als Objekt diente mir hauptsächlich die Rückenhaut eines männlichen Wasserfrosches (*Rana esculenta*), dessen Melanophoren sich, wenn auch nicht ganz vollständig, so doch stark im Ballungszustand be-

fanden. Um ein Runzeln der Haut, das für die Herstellung übersichtlicher Schnitte hinderlich ist, zu vermeiden, drückte ich ein ausgeschnittenes Hautstück mit der Epidermisseite glatt an ein Deckglas an und versenkte es mit diesem in die Fixierungsflüssigkeit (Flemmings Gemisch). Nach etwa 10 Minuten wird die Haut so starr, daß sie bei vorsichtigem Ablösen vom Deckglas sich nur mehr unwesentlich verkrümmt und nun der Fixierungsflüssigkeit von allen Seiten ausgesetzt werden kann. Es sei schon hier bemerkt, daß sich bei *Rana temporaria* die Dinge ähnlich verhalten wie bei *Rana esculenta*; davon konnte ich mich an Schnitten durch die Rückenhaut des Grasfrosches überzeugen. Einige Beobachtungen über die Melanophoren des Laubfrosches füge ich am Schluß noch an. Die Hautstücke wurden in Paraffin eingebettet und in 10 μ dicke Quer- und Flachschnitte zerlegt.

Um einen Einblick in die geballte Pigmentmasse zu erhalten, wurde ein Teil der Schnittpräparate gebleicht. Hierzu bediente ich mich des folgenden Verfahrens im Anschluß an [Lee und] Mayer (1907, S. 277). Auf dem Boden eines Glaszylinders von etwa 80 ccm Inhalt und passender Form kam eine dünne Schicht von chlorsaurem Kali, das mit reiner Salzsäure durchfeuchtet wurde. Nachdem sich eine Menge Chlor entwickelt hatte und der Zylinder zum Teil von ihm eingenommen war, füllte ich ihn mit 96%igem Alkohol. Dieser absorbiert reichlich Chlor und nimmt eine kräftig gelbe Farbe an, löst dagegen das chlorsaure Kali kaum. In solchem Alkohol, der entweder im Gefäß verblieb oder in ein anderes abgegossen wurde, stellte ich die Objektträger mit den entparaffinierten und bis in 96%igem Alkohol übergeführten Schnitten ein. Sehr schnell beginnt das Melanin zu bleichen, wie sich schon nach einigen Minuten feststellen läßt. Aber nachdem die Farbe des geballten Pigmentes aus einer braunschwarzen in eine gelbliche übergegangen ist, macht die weitere Zerstörung des Farbstoffes nur sehr langsame Fortschritte, und eine vollständige Bleichung, bei der auch unter stärkeren Vergrößerungen kein gelber Farbton mehr an den Melanophoren zu erkennen ist, tritt erst viel später, etwa nach 12 Stunden, ein und erfordert unter Umständen eine nochmalige Chlorbehandlung. Eine solche gänzliche Zerstörung des Farbstoffes ist aber zur Erhöhung der Färbbarkeit der pigmentfreien Ausläufer nicht notwendig; vielmehr war es im Anfang der Untersuchung angenehm, wenn die geballte Melaninmasse sich durch eine leichte Eigenfarbe von den pigmentfreien Teilen der Zelle abhob. Für den später zu besprechenden Nachweis der Centren muß dagegen die Bleichung möglichst weit getrieben werden, da sonst die Differenzierung der Eisenhämatoxylinfärbung, wenn der Zelleib genügend hell werden soll, so weit fort-

gesetzt werden muß, daß die Färbung der Centren nur schwach ausfallen kann (s. u.). Wenn eine derartig energische Behandlung der Schnitte mit Chlor sicher gewisse Veränderungen in den Geweben hervorruft, so habe ich mich doch durch den Vergleich mit ungebleichten Schnitten überzeugt, daß diese Einwirkungen für die hier zu besprechenden Verhältnisse nicht bedeutungsvoll sind. —

Meine Untersuchungen beziehen sich nur auf die großen, in der Cutis gelegenen Melanophoren; die viel kleineren Epidermismelanophoren habe ich nicht berücksichtigt. An einem mäßig gebleichten, mit Eisenhämatoxylin kräftig geschwärzten Schnitt durch die Rückenhaut von *Rana esculenta* sieht man schon bei mittleren Vergrößerungen die im Ballungszustand befindlichen Melanophoren als braungelbe länglichrunde Gebilde in der Cutis liegen (Taf. XIV, Fig. 1), zum Teil nahe der Epidermis (*E*) dicht unter der Xantholeukosomenschicht (*X*), zum Teil auch etwas tiefer, an der Grenze des lockeren, oberen Teiles der Cutis (= Subepidermis) gegen die sog. Siebschicht (Kastschenko-Gaupp), die äußere Zone der Hauptlage (des straffen Coriums). Vielen dieser braungelben Gebilde schmiegt sich ein tiefschwarz gefärbter Kern an, und zwar findet er sich nie an der Ober- oder der Unterseite der ovalen Pigmentmasse, die mit ihrer längeren Achse parallel der Hautfläche gerichtet ist, sondern immer an dem einen oder dem anderen Ende der genannten Achse. Ferner beobachtet man an vielen Melanophoren stärker als die Bindegewebsfasern gefärbte, fadenförmige Gebilde, die von entsprechenden Stellen der Pigmentmasse ausgehen. Es sind die pigmentfreien Ausläufer, die bald kürzer, bald länger als der centrale Teil der Zelle erscheinen, bald verästelt, bald unverästelt sind.

Daß diese Bilder keineswegs durch Fixierung oder Bleichung bedingte Kunstprodukte darstellen, ergibt sich aus Schnitten, die mit Sublimat behandelt und mit Eisenhämatoxylin und Eosin gefärbt sind (Taf. XIV, Fig. 2 und 3). An solchen Präparaten erscheint die geballte, nicht gebleichte Pigmentmasse im Schnitt als ein ovales oder mehr kugeliges, meist glatt begrenztes dunkelbraunes Gebilde. Räumlich betrachtet, läßt es sich am einfachsten einem dicken Kuchen vergleichen. Bei starken Vergrößerungen stellt man fest, daß auch hier pigmentfreie Ausläufer in gleicher Form und Lage, wie vorhin beschrieben, als leicht rot gefärbte Fortsätze von der kuchenartigen Pigmentmasse abgehen, die sich bald über längere, bald über kürzere Strecken hin verfolgen lassen. Und ebenso gewahrt man oft an diesen Zellen, dem »Pigmentkuchen« dicht anliegend, zum Teil in ihn eingesenkt, einen Zellkern. Die Grenze des geballten Pigments gegen Ausläufer und Zellkern hin ist vielfach

weniger scharf und glatt begrenzt, als in ihrem übrigen Umkreis, indem hier und da eine Auflockerung des Pigmentkuchens in einzelne Körnchen stattfindet, die sich etwa in die Ausläufer hinein verbreiten, oder auch vereinzelt über dem Kern zu sehen sind (Taf. XIV, Fig. 3).

Ganz dasselbe läßt sich auch an Präparaten sicherstellen, die mit Flemmings Gemisch fixiert und ohne Bleichung mit Thionin und Eosin gefärbt wurden; auch hier treten die pigmentfreien Ausläufer als längere oder kürzere, zart rosa gefärbte, dünne Fortsätze auf, die von dem Pigmentkuchen ausstrahlen (Taf. XIV, Fig. 4 und 5).

Diese übereinstimmenden Befunde bei verschiedener Fixierung und Färbung, mit und ohne Bleichung, dürften hinreichen, um Kunstprodukte auszuschließen, die pigmentfreie Ausläufer vortäuschen könnten.

Vergegenwärtigt man sich, daß an Totalpräparaten oder Flächenschnitten der Haut die Melanophoren als reich verästelte Gebilde erscheinen, deren Ausläufer von dem mittleren scheibenförmigen Teil, und zwar vornehmlich von seinem Rand, seltener von seiner Oberfläche ausgehen, so versteht man, daß im Querschnitt immer nur einzelne Ausläufer und auch diese nur teilweise und nicht mit allen Verzweigungen sichtbar sein können. Gelegentlich findet man aber auch an Querschnitten der Haut Zellen, die mehr flach getroffen sind, und alsdann treten zahlreichere und stärker verästelte Ausläufer in die Erscheinung (Taf. XIV, Fig. 6). In meinem obengenannten Aufsatz im biologischen Zentralblatt (1919) sind zwei Melanophoren nach Flachschnittpräparaten wiedergegeben.

Die pigmentfreien Ausläufer zeigen zwei Besonderheiten, die noch einer Besprechung bedürfen: ihre, gegenüber dem pigmenterfüllten Teil der Zelle andre Färbbarkeit und ihr auffallend geringes Kaliber. An chlorgebleichten Präparaten, die mit Eisenhämatoxylin gefärbt wurden, erscheinen die Ausläufer wesentlich stärker geschwärzt, als der Pigmentkuchen (Taf. XIV, Fig. 7—10), und gerade dieser Umstand läßt sie mit Sicherheit von Bindegewebsfasern unterscheiden. Vollkommen erklären kann ich dieses Verhalten nicht; vielleicht hat Biedermann (1893) recht mit der Annahme, die pigmentfreien Ausläufer beständen aus einem festeren Plasma als der übrige Zelleib; vielleicht läßt aber auch die Anwesenheit der zahlreichen (gebleichten) Melaninkörnchen im centralen Zelleib eine kräftige Färbung des spärlichen intergranulären Plasmas nicht zu. Eine feinere Struktur konnte ich an den Ausläufern nicht beobachten, höchstens daß sie undeutlich körnig aussehen.

Im Gegensatz zu dem Bild, das man an Melanophoren im Expansionszustand zu finden gewohnt ist, sind die pigmentfreien Ausläufer immer sehr dünn. Nur selten (Taf. XIV, Fig. 3) begegnet man Fortsätzen, die

in einem solchen Kaliber vom centralen Zellteil abgehen, wie es an expandierten Zellen die Regel ist. Wenn aber auch eine Schrumpfwirkung für die Erklärung dieses Verhaltens herangezogen werden könnte, so scheint mir der Zustand doch unmöglich einzig darauf zurückführbar (s. auch unten bei *Hyla*). Denn zunächst beobachtete Zimmermann (1893 b, S. 77) bei den Melanophoren von Knochenfischen, daß der pigmentfreie Ausläufer schmäler ist als der pigmenthaltige, was der Autor auf eine Kontraktion der Ausläufer in der Querrichtung zurückführen möchte. Ferner habe ich darauf hingewiesen (W. J. Schmidt 1912, S. 231), daß bei *Tarentola* (Gecko) dort, wo der pigmentreiche und pigmentarme Teil eines Ausläufers aneinander stoßen, der letzte oft bedeutend verschmälert ist. Ich sah darin aber nicht die Wirkung einer Kontraktionserscheinung, sondern führte diese Verminderung des Kalibers auf die Entleerung des Ausläufers von Melaninkörnchen und mit ihnen auch wohl gewisser Mengen von Plasma zurück. Wie schon Lister (1859, S. 632) am lebenden Objekt und zwar beim Frosch beobachtet hat, schwillt nämlich bei der Ballung des Pigmentes der centrale Zellteil etwas an, eine Tatsache, die an den Melanophoren von *Geckolepis* (W. J. Schmidt 1911, S. 346—347) in auffälligster Weise hervortrat; dementsprechend müssen die Ausläufer an Volumen abnehmen. Somit finden also auch bei den intracellulären Körnchenströmungen geringe Formveränderungen der Zellen statt, sie haben aber nichts mit amöboiden Bewegungen zu schaffen.

Fassen wir unsre bisherigen Ergebnisse zusammen: An den Melanophoren von *Rana esculenta* (und *Rana fusca*) konnten pigmentfreie Ausläufer mit großer Deutlichkeit nachgewiesen werden. Selbst wenn man die Möglichkeit offen läßt, daß noch ein nachträgliches Einziehen pigmentfreier Fortsätze stattfinden könnte — wofür die Untersuchung aber keinen Hinweis bot, denn auch bei Zellen mit vollkommen geballtem Melanin waren die pigmententleerten Ausläufer sichtbar —, so vermag das nichts daran zu ändern, daß die Tätigkeit der Melanophoren, Ballung und Expansion des Pigments, beim Frosch so gut wie bei den Reptilien und Fischen auf intracellulärer Körnchenströmung beruht. —

Während durch die Untersuchungen von Solger (1889), Zimmermann (1893a), Ballowitz (1893) u. a. für die Melanophoren der Fische, durch die älteren von Flemming, Zimmermann und neuestens von Pernitzsch (1913, S. 173) für die Urodelen, und durch meine Untersuchungen (vgl. vor allem W. J. Schmidt 1917, S. 134) für die Eidechsen nachgewiesen ist, daß die Melanophoren vielfach, bei manchen Formen regelmäßig zweikernig sind, oder gar noch mehr Kerne aufweisen, ist bei

Fröschen über eine Mehrkernigkeit der Melanophoren nichts bekannt geworden. Die Kerne in den Melanophoren der Frösche sind bei expandiertem Pigment nur gelegentlich zu beobachten, weil sie von den reichlich vorhandenen Granula verdeckt werden, besser schon bei geballtem Pigment, da sie alsdann außerhalb des Pigmentkuchens zu liegen kommen (s. o.), am besten an gebleichten Präparaten, ganz unabhängig vom Verteilungszustand des Pigmentes. Obwohl ich darauf geachtet habe, konnte ich nur sehr selten zwei Kerne feststellen (Taf. XIV, Fig. 12). Daß diese Beobachtung nicht insofern beirrt wurde, als daß etwa der zweite Kern in einem andern Schnitt lag, wird dadurch ausgeschlossen, daß auch an Flachschnitten der Haut, in denen vielfach der centrale Zellteil ganz enthalten ist, Mehrkernigkeit nicht festzustellen war. Der Kern nimmt in den Melanophoren immer eine bestimmte Lage ein (s. auch u. Laubfrosch), indem er sich bei *Rana* wie bei den Fischen in der Peripherie des eigentlichen Zelleibes hält. Das war schon Lister (1859) aufgefallen, und zwar findet der Kern sich, wie schon oben bemerkt, nicht an der Unter- oder Oberfläche des Pigmentkuchens, sondern regelmäßig an seinem Seitenrand. So kommt es, daß man manchmal über einen Kern hinaus einen pigmentfreien Ausläufer (Taf. XIV, Fig. 7, 8 und 12) sich fortsetzen sieht. Dabei erscheinen die Kerne auch häufig in einer bestimmten Form, derart daß ihr dem Pigmentkuchen zugewandter Teil leicht ausgehöhlt ist (Taf. XIV, Fig. 2, 7, 8, 11, 12). Läßt sich der Kern in einem pigmentfreien Ausläufer hinein verfolgen, so verschmälert er sich in zentrifugaler Richtung (Taf. XIV, Fig. 7, 8, 12). —

Die Melanophoren gehören zu den Zellen, bei welchen in der Teilungsruhe frühzeitig ein Centrosom oder eine ihm gleichwertige Bildung (Sphäre) gesehen wurde (Solger 1889, beim Hecht). Heute sind Sphären bei den Melanophoren der Fische und Reptilien ganz allgemein nachgewiesen (vgl. vor allem Zimmermann 1893a und Schmidt 1917). Allerdings haben sich die Autoren oft damit begnügt, das Negativ der centrosomartigen Bildung, den hellen Sphärenfleck, eine pigmentfreie, kleine Stelle im Centrum der Zelle, also beim Ballungszustand in der Mitte des Pigmentkuchens, nachzuweisen. Bei Amphibien findet man in den zusammenfassenden Darstellungen von van Rynberk (1900), Gaupp (1904) und Fuchs (1914) keinen Hinweis darauf, daß bei Fröschen oder auch bei Urodelen sphärenartige Bildungen in den schwarzen Pigmentzellen bekannt wären. Und doch hat Lister (1859) den hellen Sphärenfleck in den Melanophoren von *Rana temporaria* gesehen und als Zentrum der Pigmentbewegung angesprochen. Natürlich gebraucht er das Wort Sphäre oder etwas Derartiges nicht, wie ihm auch ein

Vergleich mit centrosomartigen Bildungen, da damals die Mitose noch nicht bekannt war, ganz unmöglich blieb. Daß die späteren Berichte dieser Beobachtungen Listers nicht gedenken, ist wohl so zu erklären, daß von jüngeren Autoren niemand ähnliches bemerkte und damit Anknüpfungspunkte für das Verständnis jener ersten Mitteilung fehlten.

Listers Beobachtungen sind wert, der Vergangenheit entrissen zu werden. Beim Zustand mittlerer Pigmentballung sah er im Zentrum jeder Pigmentmasse einen hellen Fleck. Zunächst war er geneigt, ihn mit der Lage des Kernes in Zusammenhang zu bringen; später überzeugte er sich aber davon (1859, S. 633), daß der Kern exzentrisch liegt, der helle Fleck dagegen die Mitte der Zelle und der geballten Pigmentmasse einnimmt und das Zentrum der Pigmentbewegung darstellt. Lister sagt, der helle Fleck suggeriere geradezu einen centralen Anziehungspunkt für die Bewegung der Körnchen. Nebenbei bemerkt, stellte Lister auch fest, daß bei völliger Expansion des Pigmentes der centrale Zellteil vom Pigment entleert werden kann, so daß er fast farblos ist, eine Erscheinung, die in gleicher Weise von mir bei Reptilien (W. J. Schmidt 1911, S. 347, 1917, S. 126), von Ballowitz (1914, S. 190) bei Fischen beobachtet wurde.

Den hellen Sphärenfleck habe ich an den Melanophoren des Frosches nur selten sehen können. Doch ist es mir keineswegs zweifelhaft, daß Listers Beobachtung richtig ist. Meine Präparate waren insofern hierfür ungünstig, als die Pigmentballung zu weit fortgeschritten ist, wie denn auch Lister ausdrücklich betont, daß bei vollkommener Ballung die genannte helle Stelle verschwindet.

Es gelang mir aber, an stark gebleichten Schnitten den Centralapparat der Melanophoren färberisch mit Eisenhämatoxylin darzustellen. Immer findet sich inmitten der geballten Pigmentmasse ein kleines Korn oder stäbchenartiges Gebilde (Taf. XIV, Fig. 7—12), das sich durch seine stärkere Färbung deutlich von seiner Umgebung abhebt. Da im übrigen die geballte Pigmentmasse keinerlei körnige Bildungen aufweist — bei sehr starker Bleichung treten selbst die Melaningranula nicht mehr hervor — und die beschriebene Struktur stets den Mittelpunkt des Pigmentkuchens und damit auch das Centrum der Zelle einnimmt, so ist es wohl über allem Zweifel sicher, daß sie den Zentralapparat der Zelle darstellt.

Vielleicht können die körnchenförmigen Centralapparate direkt als Centriolen bezeichnet werden (Taf. XIV, Fig. 7 und 8). Die stäbchen- oder fadenähnlichen Bildungen dagegen erscheinen wie aus einer Anzahl von Körnchen zusammengesetzt (Taf. XIV, Fig. 9—12).

Bemerkenswert ist, daß die Orientierung der stäbchenförmigen Gebilde immer eine bestimmte ist, insofern als die Achse des Stäbchens mit der großen Achse des im Querschnitt der Haut elliptischen Pigmentkuchens zusammenfällt. Gelegentlich schien es mir, als ob mehrere derartige Stäbchen sich im Mittelpunkt der Zelle durchkreuzten, so daß eine Art Strahlung bestehen würde; doch habe ich im übrigen nichts Bestimmtes von Strahlungen erkennen können. Die stäbchenartigen Bildungen, deren Enden bisweilen leicht verdickt sind (Taf. XIV, Fig. 12), erinnern noch am meisten an den »Centralstab«, den Zimmermann in den Melanophoren bei Knochenfischen beschrieben hat (1893a, S. 374).

Eine sphärenartige Verdichtung des Plasmas, um das beschriebene Korn oder das erwähnte Stäbchen herum, wie ich sie bei Reptilienmelanophoren und andersartigen Pigmentzellen verschiedentlich feststellen konnte, fand ich an den Melanophoren des Frosches nicht, so daß ich Hooker (1914) darin beistimmen muß, wenn er das Vorhandensein eines spezialisierten Plasmas in den Melanophoren des Frosches ablehnt. Hinsichtlich der mutmaßlichen Bedeutung des Centralapparates für die Bewegung der Pigmentkörnchen verweise ich auf meine Arbeit »Die Chromatophoren der Reptilienhaut« (W. J. Schmidt 1917, S. 225f.).

Zum Schluß noch ein paar Worte über die Melanophoren des Laubfrosches (vgl. W. J. Schmidt 1920). Ich untersuchte sie an chlorgebleichten Schnitten der Rückenhaut eines männlichen Tieres, die im Leben eine schön grüne Färbung aufwies. Das Melanin dieser Zellen zeigte sich an den Schnitten mäßig geballt, indem die Ausläufer pigmenterfüllt sich nur bis an den mittleren Teil der Xantholeukosomen verfolgen ließen, die hier in geschlossener, epithelartiger Schicht dicht unter der Epidermis liegen. Im Expansionszustande der Melanophoren dagegen (bei grauer und schwarzer Färbung der Haut) lassen sich ihre pigmenterfüllten Fortsätze durch die Schicht der Xantholeukosomen hindurch bis unmittelbar unter die Epidermis verfolgen, ja sie breiten sich hier über den Xantholeukosomen zu einer ziemlich dichten, dunklen Pigmentlage aus.

Da bei geballtem schwarzen Pigment kein Raum für die pigmentfreien Ausläufer zwischen den eng aneinander schließenden Xantholeukosomen zu sehen ist, läßt sich verstehen, wie Ficalbi, der diese Verhältnisse als einer der letzten untersucht hat, zu dem Ergebnis kommt: »Für mich besteht kein Zweifel, daß die schwarze Chromatophore eine Fortsätze ausschießende und einziehende und keine dauernd sternförmige und verzweigte Zelle ist; sie ist eine Amöbe, die ihre Pseudopodien verlängert und verkürzt« (zitiert nach van Rynberk 1906, S. 494).

Unsere Befunde bei *Rana* lassen eine derartige Deutung bei *Hyla* wohl kaum zu; vielmehr muß man annehmen, daß auch die pigmentfreien Fortsätze der Melanophoren als sehr dünne Ausläufer erhalten bleiben, die nur infolge der besonderen Verhältnisse beim Laubfrosch schwer zu erkennen sind.

Auffallend erscheint an den Melanophoren von *Hyla* gegenüber denen von *Rana* zunächst, daß die Lage des Kerns eine andre ist, als dort. Der Kern findet sich nämlich regelmäßig dem unteren Rand des centralen Zellteiles genähert (Taf. XIV, Fig. 13 und 14). Vielleicht ist dieser Unterschied durch die abweichende Art der Verzweigung der Zelle zu erklären, indem bei *Hyla* die Ausläufer steiler zur Epidermis emporsteigen, als bei *Rana*. Zweikernige Zellen habe ich auch bei *Hyla* nur sehr selten feststellen können (Taf. XIV, Fig. 15); die Lage der beiden Kerne ist ähnlich wie die eines nur in Einzahl vorhandenen. Wegen der Bedeutung der Zweikernigkeit verweise ich auf meine früheren Mitteilungen über Reptilienchromatophoren (W. J. Schmidt 1917, S. 141). Die von mir neuerdings (1920) beim Laubfrosch gemachte Beobachtung, daß auch Xanthophoren (Lipophoren) und Leukophoren (Guanophoren) zweikernig sein können, spricht ebenfalls dafür, daß diese Erscheinung großen Zellen zukommt und dazu dient, das Verhältnis von Kernoberfläche zur Kernmasse günstiger für die erste zu gestalten.

Der Centralapparat erscheint bei *Hyla* als ein in der Mitte des Zellleibes gelegenes, kornartiges Gebilde (Taf. XIV, Fig. 13—15), das ich nicht sehr deutlich darstellen konnte, weil die Bleichung nicht genügend weit getrieben war. Bisweilen war um das Korn herum ein heller Hof (Sphäre?) sichtbar (Taf. XIV, Fig. 14 und 15).

Literaturverzeichnis.

Ballowitz, E. 1893. Die Nervenendigungen der Pigmentzellen usw. In: Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. LVI. S. 673—706. Taf. 35—39.

—— 1914. Über die Pigmentströmung in den Farbstoffzellen und die Kanälchenstruktur des Chromatophorenprotoplasmas usw. In: Pflügers Archiv. Bd. CLVII. S. 165—210. Taf. 3—6.

Biedermann, W. 1892. Über den Farbenwechsel der Frösche. In: Pflügers Archiv. Bd. LI. S. 455.

Brücke, E. 1852. Untersuchungen über den Farbenwechsel des afrikanischen Chamäleons. Neudruck Leipzig 1893 in Ostwalds »Klassiker der exakten Naturwissenschaften«.

Fuchs, R. F. 1914. Der Farbenwechsel und die chromatische Hautfunktion der Tiere. In: Handb. d. vergl. Physiol. Bd. III. I. Hälfte. 2. Teil. S. 1189—1656. Jena.

Gaupp, E. 1904. A. Eckers und R. Wiedersheims Anatomie des Frosches usw. Dritte Abt. Braunschweig.

Holmes. 1913a. Observations on isolated living pigment cells from the larvae of amphibians. In: Univ. Calif. Publ., Zoology. Vol. XI. S. 143—154. (War mir im Original noch nicht zugänglich.)

—— 1913b. The movements and reactions of the isolated melanophorus of the frog. Ibid. Vol. XIII. S. 167—174 (s. Bemerkg. zur vorhergeh. Arbeit).

Hooker, D. 1913. The reactions of melanophores of Rana fusca in the absence of nervous control. In: Ztschr. f. allg. Physiol. Bd. XIV. S. 93—104.

—— 1914. Ameboid movement in the corial melanophores of frogs. In: Anat. Record. Vol. VIII. S. 103.

Lee und Mayer. 1907. Grundzüge der mikroskopischen Technik für Zoologen und Anatomen. 3. Aufl. Berlin.

Lister, J. 1859. On the cutaneous pigmentary system of the frog. In: Philos. Trans. Vol. CXLVIII for the year 1858. S. 627—643. Taf. 47 und 48.

Pernitzsch, F. 1913. Zur Analyse der Rassenmerkmale der Axolotl usw. In: Arch. mikr. Anat. Bd. LXXXII. Abt. I. S. 148—205. Taf. 11—13.

von Rynberk, G. 1906. Über den durch Chromatophoren bedingten Farbenwechsel der Tiere. In: Ergebn. d. Physiol. von Asher u. Spiro. Bd. V. S. 347—571.

Schmidt, W. J. 1911. Beobachtungen an der Haut von Geckolepis und einigen anderen Geckoniden. In: Völtzkow, Reise in Ostafrika in den Jahren 1903—1905. Bd. IV. S. 331—351. Taf. 24 und 25.

—— 1912. Studien am Integumente der Reptilien. I. Die Haut der Geckoniden. In: Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. CI. S. 139—258. Taf. 8—12.

—— 1917. Die Chromatophoren der Reptilienhaut. In: Arch. mikr. Anat. Bd. XL. Abt. I. S. 98—259. Taf. 5—9.

—— 1919. Vollzieht sich Ballung und Expansion des Pigments in den Melanophoren von Rana nach Art amöboider Bewegungen oder durch intracelluläre Körnchenströmung? In: Biol. Zentralbl. Bd. XIX. S. 140—144.

—— 1920. Über die sog. Xantholeukophoren beim Laubfrosch. In: Arch. f. mikr. Anat. Bd. 93. Abt. I. S. 414.

Solger, B. 1889. Zur Struktur der Pigmentzelle. In: Zool. Anz. Jg. 12. S. 671—673.

Zimmermann, K. W. 1893a. Studien über Pigmentzellen: I. Über die Anordnung des Archiplasmas in den Pigmentzellen der Knochenfische. In: Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLI. S. 367—389. Taf. 23—24.

—— 1893b. Über die Kontraktion der Pigmentzellen der Knochenfische. In: Verh. Anat. Ges. S. 76—78.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XIV.

Alle Abbildungen wurden nach 10 μ dicken Schnitten der mit Flemmings Gemisch (nur Fig. 2 und 3 mit Sublimat) fixierten Rückenhaut von Fröschen unter Benutzung des Abbeschen Zeichenapparates hergestellt. Die Vergrößerung ist im allgemeinen 1000fach, nur bei Fig. 1 250fach (Zeiss Apochromat 2 mm. N. A. 1,30 und Kompensationsokular 8, bzw. Apochromat 4 mm N. A. 0,95 und Kompensationsokular 4; Entfernung der Zeichenfläche von der Austrittspupille des Mikroskops = 250 mm).

Fig. 1. *Rana esculenta.* Querschnitt durch den oberen Teil der Haut. Unter dem Epithel (*E*) die Lage der Xantholeukosomen (*X*), darunter im Bindegewebe fünf Melanophoren mit geballtem, durch Chlor gebleichten Pigment, die pigmentfreie Ausläufer, z. T. auch Kerne erkennen lassen. Färbung: Eisenhämatoxylin.

Fig. 2 und 3. *Rana esculenta.* Melanophoren mit geballtem Pigment, die an der einen Seite den Kern neben der Pigmentmasse gelagert zeigen, an der anderen einen pigmentfreien Ausläufer entsenden. Färbung: Eisenhämatoxylin-Eosin.

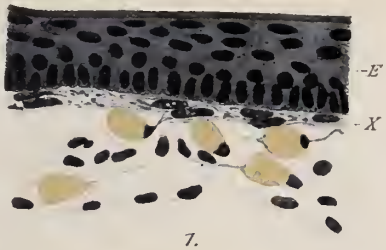
Fig. 4 und 5. *Rana esculenta.* Melanophoren mit geballtem Pigment und pigmentfreien Ausläufern. Färbung Thionin-Eosin.

Fig. 6. *Rana esculenta.* Melanophore mit geballtem, durch Chlor gebleichten Pigment und zahlreichen pigmentfreien geschwärzten Ausläufern. Färbung: Eisenhämatoxylin.

Fig. 7 und 8. *Rana esculenta.* Melanophoren mit chlorgebleichtem Pigment; in der Mitte der geballten Pigmentmasse liegt ein punktförmiges Zentrosom, neben ihm der Kern; ferner geschwärzte pigmentfreie Ausläufer sichtbar. Färbung: Eisenhämatoxylin.

Fig. 9—12. *Rana esculenta.* Melanophoren mit geballtem, durch Chlor gebleichten Pigment, in dessen Mitte ein stäbchenartiger, körnig gebauter Zentralapparat sichtbar ist. In Fig. 11 ein Kern, in Fig. 12 zwei Kerne außerhalb der geballten Pigmentmasse; in Fig. 9 und 10 sind die Kerne nicht im Schnitt enthalten; Fig. 9, 10 und 12 zeigen pigmentfreie geschwärzte Ausläufer. Färbung: Eisenhämatoxylin.

Fig. 13—15. *Hyla arborea.* Melanophoren mit mäßig geballtem, durch Chlor gebleichten Pigment. In der Mitte der Pigmentmasse ein kornartiges, in Fig. 14 und 15 von hellem Hof umgebenes Zentrosom sichtbar. Unter ihm am Rand der Pigmentmasse der Kern; in Fig. 15 anscheinend zwei Kerne. Färbung: Eisenhämatoxylin-Eosin.



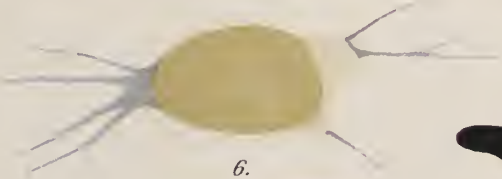
1.

2.

3.

4.

5.



6.

11.

7.

8.

9.

10.

12.

13.

14.

15.

W. J. Schmidt gez. Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig. Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig

Kleine Beobachtungen und Ideen zur Zellenlehre II[1]).

Die Spermatogenese eines parthenogenetischen Frosches nebst Bemerkungen zur Frage, welches Geschlecht bei den Amphibien das heterozygotische ist.

Von

Richard Goldschmidt.

Mit 3 Textfiguren.

Die folgenden Notizen basieren auf der Untersuchung des Hodens eines künstlich parthenogenetischen Frosches, der von Jacques Loeb bis zur Geschlechtsreife herangezogen worden und mir zur cytologischen Untersuchung überlassen worden war, nachdem das Material nach meinen Angaben fixiert und behandelt worden. Die Präparate sind von ungewöhnlicher Klarheit und zeigen die Einzelheiten viel besser, als es sonst bei Froschmaterial üblich ist. Es ist mir ein Vergnügen, meinem verehrten Freund für die Überlassung des einzigartigen Materials zu danken. Die Untersuchung wurde im Sommer 1917 im Marine Biological Laboratory, Woods Hole, Mass. ausgeführt.

1) Spermatogenese und Chromosomenzahl.

Bis zum Jahr 1915 scheinen sich alle Autoren darüber einig zu sein, daß die Normalzahl der Chromosomen beim Frosch 24, die reduzierte 12 beträgt (vom Rath, Bataillon, Champy, Brachet). Die Angabe Dehornes, daß die Zahl 12 bzw. 6 sei, wurde niemals bestätigt. Keiner von diesen Autoren konnte aber ein Geschlechtschromosom finden. 1915 kam Levy jedoch zu einer andern Schlußfolgerung. Er fand in den synaptischen Stadien 12 bivalente Körper und dazu einen Chromatinnucleolus. Letzteren hält er für ein X-Chromosom und gibt an, daß es in der ersten Reifeteilung heteropol verteilt wird; das Resultat sind dann zwei Arten von Spermatocyten mit 12 bzw. 13 Chromosomen. Seine Angaben scheinen aber nicht zu beweisen, daß der Fall so klar liegt, und

[1]) Nr. I s. Arch. f. Zellf. VI, 1910.

seine Abbildungen sind nicht so überzeugend, wie es der Fall erfordert. Kürzlich kam dann Swingle zu ganz ähnlichen Resultaten, aber die Einzelheiten sind wieder ganz andersartig. Er findet in den Ovogonien 26 Chromosomen und 25 in den Spermatogonien. In den synaptischen Kernen der Spermatocyten sollen 13 Elemente liegen, und zwar alle doppelt. Wenn sie dann alle vollständig kontrahiert sind, so daß sie nicht mehr

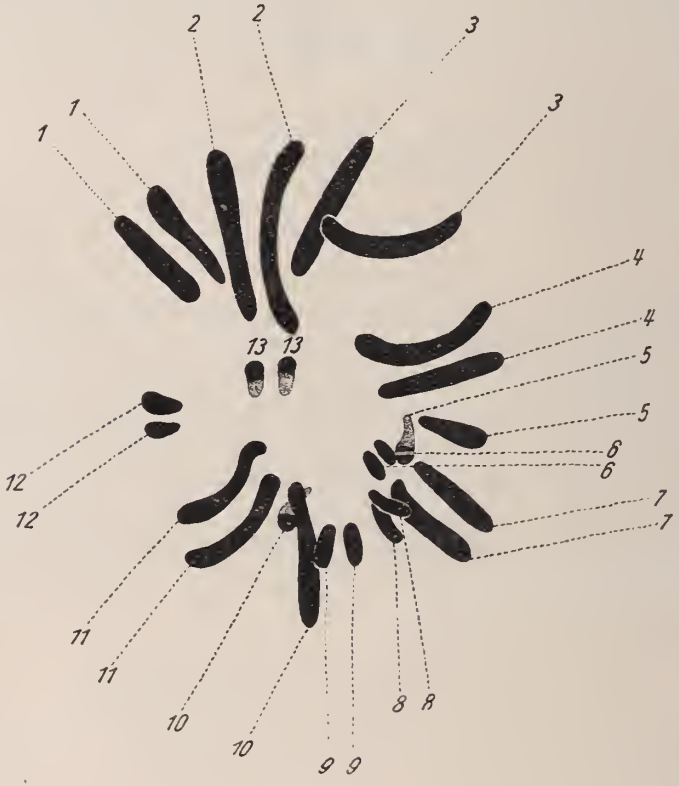


Fig. 1.

zweigeteilt erscheinen, soll eins der größten noch hantelförmig erscheinen. Dies aber geht bei der Reifeteilung vor den andern Chromosomen ungeteilt zu einem Pol. Er findet aber auch häufig ähnliche Extrachromosomen an beiden Spindelpolen, z. B. in einem Fall ein Doppelelement an einem, ein einfaches an dem andern Pol. Trotzdem fühlt er sich berechtigt, diese Körper als X-Chromosomen anzusprechen.

In dem mir vorliegenden Material des parthenogenetischen Männchens von *Rana sp.* sind zweifellos die Verhältnisse anders, und bei der

Klarheit der Bilder, die jedem, dem sie demonstriert wurden, auffiel, kann wohl kein Zweifel an der Richtigkeit der Darstellung sein. Der erste zu betrachtende Punkt betrifft die Chromosomenzahl in den Spermatogonien. Da kann es zunächst keinem Zweifel unterliegen, daß es die diploide Zahl ist, daß also der parthenogenetische Frosch die normale Chromosomenzahl wieder hergestellt hat. Wir werden auf diesen Punkt zurückkommen. Die genaue Zählung der Chromosomen in den Spermatogonien ist natürlich nicht ganz leicht. Es wird zwar unschwer in zahlreichen Zellen festgestellt, daß die Zahl um 24 herum schwankt, aber nur eine Äquatorialplatte schien mir eine unzweifelhafte Zählung zu erlauben. Sie ist in Fig. 1 abgebildet und zeigt 26 Chromosomen. Wichtig erscheint es, daß alle Chromosomen genau paarweise angeordnet sind, wie die Numerierung zeigt. Die großen und mittleren Chromosomen sind so klar, daß wohl kein Fehler in bezug auf sie vorliegt. Nur bei den kleinen Elementen könnte ein Irrtum begangen werden. Nach Swingle soll aber das Geschlechtschromosom gerade eins der größten sein, was mit diesem Befund nicht stimmt. Aber auch in vielen andern Spermatogonien, in denen eine einwandfreie Zählung nicht möglich war, waren die großen und mittelgroßen Elemente völlig deutlich in Paaren vorhanden, und nur die kleinsten bereiteten Schwierigkeiten.

Der Befund in bezug auf die Chromosomenzahl und das Fehlen eines unpaaren Elements wird nun mit jeder wünschenswerten Deutlichkeit durch die synaptischen Stadien bestätigt. Es hat keinen Zweck, auf die feinsten Einzelheiten einzugehen, da sie nichts principiell Neues bieten. Wir bemerken nur, daß auffallend klare Bilder der frühen synaptischen Phänomene vorliegen und daß sie wirklich schöne Stadien einer Parallelkonjugation der Fäden zeigen[1]). Es folgen dann die Stadien der sich verkürzenden doppelten Chromosomenfäden, die sich zu Ringen verdicken. In diesem Stadium ist die Zählung sehr leicht, und es werden stets 13 Dyaden festgestellt, nämlich drei große, vier mittlere und sechs kleine. An dem bivalenten Charakter eines jeden kann kein Zweifel herrschen. Dann folgt die Konzentration dieser Elemente zu den bekannten hantelförmigen Gebilden, und zwar beginnen die kleinen zuerst mit der Verkürzung und haben das Hantelstadium bereits erreicht, wenn die großen noch Ringe bilden. Die letzteren verkürzen sich dann auch zu dicken Ringen, dann zu Körpern, die zwei aneinandergelegten Bohnen gleichen, und schließlich zu den hantelförmigen Dyaden, die in die zweite Reifeteilung eintreten.

[1]) Der Verfasser hat unter dem Druck der Tatsachen schon seit Jahren seinen Widerspruch gegen die Parallelkonjugation aufgegeben und bittet, ihn nicht mehr als Gegner dieser Annahme zu zitieren.

Von irgend einem univalenten Element kann in diesen Stadien keine Rede sein, und es sei bemerkt, daß auch SWINGLE sein sogenanntes X-Chromosom als Doppelelement beschreibt und abbildet. Fig. 2 gibt zwei Chromosomengruppen der postsynaptischen Stadien mit einzeln herausgezeichneten Chromosomen wieder.

Was nun die Reifeteilungen betrifft, so bin ich nicht imstande, mich von der ungleichen Verteilung eines Chromosoms zu überzeugen. Weder wurde dergleichen im parthenogenetischen Hoden gesehen, noch konnte

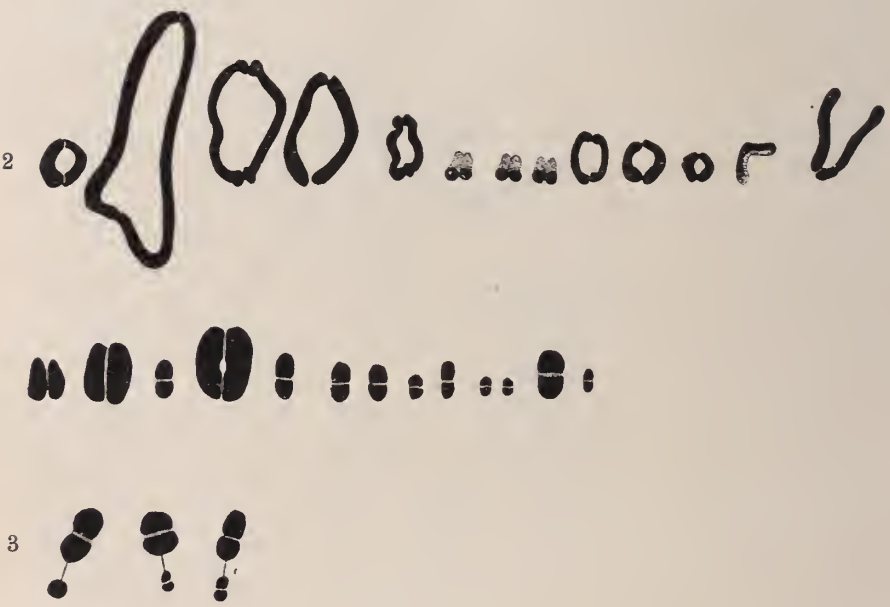


Fig. 2 u. 3.

bei einer vor vielen Jahren ausgeführten Untersuchung dieser Frage etwas Derartiges gefunden werden. Es kann natürlich nicht geleugnet werden, daß man bei Untersuchung zahlreicher Reifeteilungen von kleinen Zellen, wie es die Spermatocyten des Frosches sind, gelegentlich Bilder findet, in denen ein Chromosom einem Pol näher liegt oder auch bei jedem Pol ein vorauseilendes Chromosom. Es wäre aber gefährlich, aus dergleichen Schlüsse ziehen zu wollen, um so mehr, als es ebenso auch im homozygoten Geschlecht, z. B. in der Spermatogenese von Lepidopteren beobachtet werden kann. Unserer Ansicht nach gibt es daher bis jetzt noch keine cytologischen Beweis für Geschlechtschromosomen bei männlichen Amphibien, eher der Beweis des Gegenteils. Eine genaue Untersuchung des

gesamten Chromosomencyclus bei verschiedenen Froscharten bleibt also immer noch ein Postulat.

Wir sind uns natürlich klar darüber, daß der Einwand gemacht werden könne, daß die Befunde von einem parthenogenetischen Frosch nichts beweisen, da die, doch wohl sekundäre, Wiederherstellung der Normalzahl der Chromosomen eine Verdoppelung sämtlicher Elemente, also auch der Geschlechtschromosomen, begreiflich macht. Könnte dann aber ein solcher Frosch überhaupt männlich sein? Wir werden sogleich diese Frage diskutieren.

Ein Wort noch über die Chromosomenzahl. Es fällt wohl auf, daß die haploide Chromosomenzahl 13 ist und nicht 12, wie es so häufig für Amphibien angegeben wird. Vielleicht ist es von Bedeutung, daß häufig in Prophasenkernen, wenn die die Chromosomen verbindenden Lininfäden bereits verschwunden sind, ein mittleres und ein kleines Chromosom eng miteinander verbunden erscheinen (Fig. 3). Das legt den Gedanken nahe, daß die Zahl 13 aus der Zahl 12 durch sekundäre Unterteilung eines Elements entstanden ist, ähnlich wie es für Orthopteren von Robertson beschrieben ist. Eine vergleichende Untersuchung verschiedener Arten und Rassen müßte die Frage entscheiden.

2) Das Zustandekommen der diploiden Chromosomenzahl im parthenogenetischen Frosch.

Seit der Entdeckung der Anstichmethode zur Erzeugung künstlicher Parthenogenese beim Frosch wurde verschiedentlich versucht, die Chromosomenzahl der parthenogenetischen Tiere festzustellen. Bataillon gibt an, daß er 12 Chromosomen im ersten »Aster« fand. Brachet, der somatische Zellen einer 18 Tage alten parthenogenetischen Kaulquappe studierte, fand mit Bestimmtheit mehr als 20 Chromosomen. Levy untersuchte Zellen ähnlicher Kaulquappen und glaubte darin die haploide Chromosomenzahl zu finden. Eine Bestätigung für diesen Befund glaubt er in einer etwas geringeren Korngröße parthenogenetischer Larven zu finden. Unsere Befunde, die vorher gegeben wurden, erledigen wohl die Frage. Die Chromosomenzahl ist im Hoden des parthenogenetischen Männchens wieder zur normalen reguliert. Da dies mit Brachets Angaben übereinstimmt, so kann man weiterhin schließen, daß die Regulation bereits spätestens auf frühen Larvenstadien erfolgte.

Es sei hier übrigens auf einen vielleicht nicht unwichtigen Punkt hingewiesen. Bei seinen Radium- und Bastardierungsversuchen mit Fröschen stellte G. Hertwig fest, daß die Entwicklung cytologisch gesprochen eine Parthenogenese ist. Die Chromosomenzahl war die reduzierte, die Zell-

größe entsprechend geringer und die Larven verzwergt. Hält man nun daneben die Tatsache, daß es Loeb nur bei wenigen Individuen gelang, die Aufzucht durchzuführen, so könnte man auf die Idee kommen, daß die Regulation der Chromosomenzahl zum Normalen eine Vorbedingung für die vollständige Entwicklung der parthenogenetischen Frösche ist.

Wie kann nun diese Regulation zustandegekommen sein? Da ist es einmal möglich, daß eine sekundäre Verschmelzung des Richtungskerns mit dem Eikern stattfand wie bei der parthenogenetischen *Artemia* (Brauer) oder dem parthenogenetischen Seestern (O. Hertwig, Buchner). Sollte sich aber die oben erwähnte Angabe Bataillons bestätigen, dann ist solches unmöglich. Es ist aber auch aus experimentellen Gründen unmöglich. Denn die Konsequenz wäre, daß ein solches parthenogenetisches Ei genau den mütterlichen Chromosomensatz hätte und deshalb weiblich sein müsse. Bis jetzt waren aber parthenogenetische Frösche stets männlich (Loeb). Eine zweite Möglichkeit ist, daß die Regulation der Chromosomenzahl erfolgt durch eine unterdrückte Teilung bei der ersten oder späteren Furchungsteilungen. Kostanecki hat solches Vorkommen für parthenogenetische Mactraeier beschrieben. Irgend ein derartiger Vorgang muß also wohl vorliegen. Hoffentlich wird einmal die notwendige cytologische Aufklärung gegeben werden.

3) Welches Geschlecht ist beim Frosch heterozygot?

Aus vorstehendem kann bereits eine gewisse Antwort auf diese Frage abgeleitet werden. Wir nehmen als wahrscheinlich an, daß die Regulation der Chromosomenzahl durch eine unterdrückte Teilung in frühen Embryonalstadien stattfindet. Wenn wir nun annehmen, daß das weibliche Geschlecht homozygot, das männliche heterozygot ist, dann enthält jedes unbefruchtete Ei ein X-Chromosom. Nach der Regulation müßten es zwei sein, die parthenogenetischen Frösche sollten weiblich werden. Männchen aber könnten nur dadurch entstehen, daß das X-Chromosom sich nicht verdoppelt. Tatsächlich enthielten aber die parthenogenetischen Hoden nur bivalente Elemente. So geht es also nicht.

Anders ist es aber, wenn das weibliche Geschlecht beim Frosch heterozygot ist. Die Hälfte der Eier besitzt ein X-Chromosom, die andern nicht. Nach der Regulation haben die ersteren 2 X, müssen also Männchen liefern; die letzteren aber, die kein X besitzen (vielleicht zwei Y), sind, nach Analogiefällen zu schließen, entwicklungsunfähig. Diese Überlegung zeigt also, daß die Tatsachen zugunsten weiblicher Heterozygotie sprechen. Es sei noch bemerkt, daß in diesem Fall auch parthenogenetische Weibchen entstehen könnten, nämlich bei Entwicklung der Eier

mit X mit der haploiden Zahl oder Nichtverdoppelung des X-Chromosoms. Den einzigen Fall, den man zum Vergleich heranziehen könnte, ist die gelegentliche Parthenogenese bei Schmetterlingen, bei denen das Weibchen heterozygot ist. In einem solchen Fall, den wir untersuchten, entstanden beide Geschlechter und die Chromosomenzahl war reguliert.

Wie verhalten sich nun die Resultate genetischer Experimente zur Annahme weiblicher Heterozygotie? Die Versuche, die hier in Betracht kommen, sind einmal die von Pflüger, R. Hertwig, Schmidt-Marcell, Kuschakewitsch und Witschi über die Erscheinung der Geschlechtsumwandlung bei Fröschen, und sodann die von Pflüger, R. Hertwig, Kuschakewitsch und King über die geschlechtsbestimmende Wirkung von Überreife bei Froscheiern. Um mit letzteren zu beginnen, so hat es sich gezeigt, daß aus überreifen Eiern sich nur Männchen entwickeln. Hertwig erklärt dies so, daß das Weibchen heterozygot ist und daß der Einfluß der Überreife der ist, die Reifespindel stets so einzustellen, daß das X-Chromosom im Ei verbleibt. Die Erklärung paßt auch auf den einzigen vergleichbaren Fall, Whitman-Riddles Versuche mit sexueller Überlastung bei Tauben, wo auch das weibliche Geschlecht heterozygot ist.

Die andre Reihe von Tatsachen sind jene komplizierten Befunde der genannten Autoren, die zeigten, daß in gewisser regelmäßiger Weise Froschlarven durch ein indifferentes, hermaphrodites oder weibliches Stadium sich in das männliche umwandeln. Durch bestimmte Kreuzungen können diese verschiedenen Typen erzeugt werden. Wir glauben, daß alle Tatsachen, für die wir auf die Arbeiten der genannten Autoren verweisen, durch unsre Untersuchungen über Intersexualität erklärt werden. Schon 1913 gaben wir eine Interpretation, die auf der Annahme weiblicher Heterozygotie basiert. Der inzwischen erzielte Fortschritt unsrer Untersuchungen erlaubt es, die Interpretation weiter zu verbessern, und zwar ebenfalls auf Grund der Annahme weiblicher Heterozygotie[1]).

So scheinen denn vor der Hand genetische wie cytologische Tatsachen dafür zu sprechen, daß beim Frosch das weibliche Geschlecht heterozygot ist.

Nachtrag bei der Korrektur.

Die vorhergehende Mitteilung wurde im Sommer 1917 geschrieben, konnte aber wegen der Kriegsverhältnisse nicht veröffentlicht werden. Inzwischen hat Loeb selbst von ihrem Inhalt kurz Mitteilung gemacht (Proc. Nat. Ac. March 1918) und sein weiteres Material Herrn Parmenter

[1]) Wegen der Einzelheiten s. ein demnächst erscheinendes Buch.

zur Untersuchung übergeben, der in jedem Punkt meine ihm unbekannten Befunde bestätigte (Journ. Gen. Phys. II. 1920). Es muß bemerkt werden, daß Loeb inzwischen auch parthenogenetische Weibchen erhielt. Ob sie, wie zu erwarten, haploid sind, was die weibliche Heterogametie definitiv bestätigen würde, steht noch nicht fest.

Zitierte Literatur.

Bataillon, E. 1910. Le problème de la fécondation etc. Arch. Zool. exp. 5. Sér. V. 5.

Brachet, A. 1911. Études sur les localisations germinales etc. Arch. Biol. 27.

Brauer, A. 1899. Zur Kenntnis der Reifung des Eis usw. Arch. f. mikr. Anat. 43.

Buchner, P. 1911. Die Reifung des Seesterneis bei experimenteller Parthenogenese. Arch. f. Zellf. 6.

Champy, C. 1913. Récherches sur la spermatogénèse des batraciens. Arch. Zool. exp. 52.

Dehorne, A. 1910. Le nombre des Chromosomes des batraciens etc. C. R. Ac. Sc. Paris.

Goldschmidt, R. 1913. Einführung in die Vererbungswissenschaft. 2. Aufl. Leipzig.

—— 1917. On a case of facultative parthenogenesis etc. Biol. Bull. 32.

Hertwig, G. 1918. Kreuzungsversuche an Amphibien. Arch. f. mikr. An. 91. 1918.

Hertwig, O. 1890. Experimentelle Studien am tierischen Ei usw. Jenaische Ztschr. 17.

Hertwig, R. 1912. Über den derzeitigen Stand des Sexualitätsproblems usw. Biol. Centralbl. 32.

King, H. D. 1911. Studies on sex-determination in Amphibians. Biol. Bull. 20.

Kostanecki, K. 1914. Cytologische Untersuchungen an künstlich parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern von Mactra. Arch. f. mikr. An. 64.

Kuschakewitsch, S. 1910. Die Entwicklungsgeschichte der Keimdrüse von Rana esculenta. Festschr. f. R. Hertwig. Vol. 2.

Levy, F. 1913. Über künstliche Entwicklungserregung bei Amphibien. Arch. f. mikr. An. 82, 2.

—— 1915. Studien zur Zeugungslehre. 4. Mitt. Ib. 86, 2.

Loeb, J. The sex of parthenogenetic frogs. Proc. Nat. Ac. Washington. 2. 1918.

Pflüger, C. Versuche zur Befruchtung überreifer Eier. Arch. Ges. Phys. 29.

vom Rath, E. 1895. Neue Beiträge zur Frage der Chromatinreduktion usw. Arch. f. mikr. An. 46.

Riddle, O. 1916. Sex-control and known correlations in pigeons. Amer. Nat. 50.

Robertson, W. R. B. 1915/1916. Chromosome studies I—III. Journ. Morphol. 26. 27.

Schmidt-Marcell, W. 1908. Über Pseudohermaphroditismus bei Rana temporaria. Arch. f. mikr. An. 72.

Swingle, W. W. 1917. The accessory chromosome in the frog etc. Biol. Bull. 33.

Witschi, E. 1914. Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklung der Keimdrüsen von Rana temporaria. Arch. f. mikr. An. 85, 2.

—— 1915. Studien über Geschlechtsbestimmung bei Fröschen. Arch. f. mikr. An. 86, 2.

Kleine Beobachtungen und Ideen zur Zellenlehre III.

Die Bedeutung der atypischen Spermatozoen.

Von

Richard Goldschmidt.

Mit 2 Textfiguren.

Seit von Siebold 1836 den Spermatozoendimorphismus der Sumpfschnecke *Paludina* entdeckte, ist die auffallende Erscheinung immer und immer wieder untersucht worden, ohne daß eine definitive Erklärung des Phänomens gefunden werden konnte. Von älteren Autoren seien von Brunn erwähnt, der die atypischen Spermien für funktionslose, abortive Produkte hielt, während andrerseits Brock und Auerbach sich nicht mit dem Gedanken vertraut machen konnten, daß derartig typisch und verwickelt strukturierte Gebilde, wie es jene Spermien sind, in Massen regelmäßig produziert werden, ohne eine Funktion zu haben. Begründete Ideen über eine mögliche Funktion konnten bekanntlich erst gebildet werden, seit Meves[1]) die Spermiogenese dieser atypischen Spermien ausarbeitete und einmal bewies, daß sie bei Mollusken und Insekten weit verbreitet sind, sodann zeigte, daß ihr Hauptcharakter das gänzliche Fehlen (apyrene) oder teilweise Fehlen (oligopyrene) des Chromatins ist. Die Einzelheiten dieser Spermiogenese setzen wir als bekannt voraus. Meves vermochte keinerlei Anhaltspunkte für irgend eine Funktion zu finden, hält es aber für möglich, daß sie zur Befruchtung kommen und dann eine Art von Entwicklungserregung ausüben, etwa wie künstliche Parthenogenese oder extreme Bastardbefruchtung.

Neben den zahlreichen Untersuchungen über Histologie und Histogenese dieser Spermien, die uns hier nicht beschäftigen, sind seitdem mehrfach Versuche gemacht worden, ihre Funktion zu ergründen. Wir können sie in drei Gruppen teilen:

[1]) Zitate der älteren Literatur s. bei Meves.

a) Versuche, zu beweisen, daß die atypischen Spermien zur Befruchtung kommen.

Alle solche Versuche sind bisher völlig fehlgeschlagen. Popoff fand bei *Paludina*, daß die oligopyrenen Spermien zweifellos in Massen im Oviduct vorhanden sind. Eine Anteilnahme an der Befruchtung konnte nicht festgestellt werden, ja es fand sich vielmehr, daß die atypischen Spermien vor den typischen degenerieren. Bei seinen Studien über die Befruchtung von *Murex* konnte Lams niemals atypische Spermien im Ei finden. Die einzige positive Angabe dieser Art stammt von Kuschakewitsch. Er fand in Eiern der marinen *Prosobranchie Aporrhais* 20 Minuten nach Besamung auf Schnitten ein oligopyrenes Spermium außer einem normalen. Kuschakewitsch selbst hält aber nicht viel von diesem Befund, der vielleicht nur ein Schnittartifakt darstellt. Endlich haben wir die Untersuchungen von Reinke, der bei *Strombus* findet, daß die atypischen Spermien nach der Begattung gar nicht bis zum Receptaculum seminis vordringen, sondern vorher degenerieren, und von einer Kapsel umgeben werden.

Es spricht also bis jetzt nichts dafür, daß die apyrenen Spermien irgendwie bei der Befruchtung funktionieren.

b) Versuche, zu beweisen, daß die atypischen Spermien mit der Geschlechtsbestimmung zusammenhängen.

Diese Idee war eine Konsequenz der Entdeckung des Spermatozoendimorphismus in bezug auf das Geschlechtschromosom. R. Hertwig glaubte, daß auch der Dimorphismus beim Vorhandensein atypischer Spermien mit der Geschlechtsbestimmung zu tun haben möge, indem die atypischen Spermien eine Art von männchenbedingender Parthenogenese hervorriefen. Er versuchte, seine Idee auch experimentell zu beweisen. Er kreuzte zwei Arten von Schmetterlingen, die apyrene Spermien besitzen. Wenn die Hypothese richtig ist, also apyrene Spermien Männchen hervorrufen, dann dürften diese nur mütterliche Charaktere besitzen. In Wirklichkeit sind aber beide Geschlechter intermediär. Tatsächlich kann man all unsre Kenntnisse über Vererbung bei Schmetterlingen und Mollusken als Beweis dafür anführen, daß apyrene und oligopyrene Spermien nichts mit Geschlechtsbestimmung zu tun haben können, ja überhaupt nicht zu befruchten vermögen, worauf auch Doncaster hinwies. Unsern eignen Versuch (1910), die atypischen Spermien von andern Gesichtspunkten aus mit der Geschlechtsbestimmung in Zusammenhang zu bringen, betrachten wir heute als verfehlt. Von Kemnitz konnte in bezug auf die

Frage der Geschlechtsbestimmung ebenfalls keine positiven Resultate erhalten. Als bemerkenswert sei darauf hingewiesen, daß er bei der hermaphroditen *Prosobranchie Valvata* die für andre Prosobranchier so typischen oligopyrenen Spermien nicht fand.

c) Versuche, den atypischen Spermien eine andre Funktion zuzusprechen.

Die charakteristische Erscheinung der atypischen Spermien hat es vielen Autoren als eine biologische Unmöglichkeit erscheinen lassen, daß sie funktionslos sein sollten und daher zu mehr oder minder vagen Vorstellungen allerlei Art geführt. Wir erwähnen Reinkes Annahme, daß sie ein Nährmaterial für die andern Spermien darstellen. Eine solche Annahme, für die auch jeder Beweis fehlt, scheint uns viel abenteuerlicher als die der Funktionslosigkeit.

d) Versuche, die Funktionslosigkeit der atypischen Spermien zu beweisen.

Die alte Annahme, daß die atypischen Spermien funktionslose, abortive Degenerationsprodukte seien, wurde von uns wohl zuerst exakt zu beweisen versucht und auch ein Versuch gemacht, die Ursachen zu ergründen (1916, a, b). Die folgenden Notizen sind eine etwas ausführlichere Wiedergabe jener Daten.

1) Ein Experiment über die Funktionslosigkeit der atypischen Spermien.

Die Schwierigkeit, ein einfaches Experiment über die Funktion der atypischen Spermien auszuführen, ist darin gegeben, daß bei Insekten bisher künstliche Befruchtung noch nicht gelungen ist, und bei Mollusken, wo sie gelingt, eine völlige Isolierung atypischer Spermien nur schwer auszuführen sein dürfte. Ein derartiges Experiment ist uns aber auf ganz unerwartetem Weg gelungen. Bei unsern Versuchen über Intersexualität beim Schwammspinner ergab sich das merkwürdige Resultat, daß bei intersexuellen Männchen die Zahl der atypischen Spermienbündel bis zur völligen Verdrängung der typischen zunimmt. Im einzelnen ist die Situation die: Intersexualität besteht darin, daß von einem bestimmten Moment der Entwicklung an das genetische Geschlecht in das entgegengesetzte umspringt. Wird also ein Weibchen intersexuell, so hört plötzlich die Weiterentwicklung des Ovars auf, seine Zellelemente werden abgebaut

und ein Hoden daraus aufgebaut; Urgeschlechtszellen beginnen dann mit typischer Spermatogenese. Wird aber ein Männchen intersexuell, so hört die männliche Differenzierung auf und eine weibliche setzt ein. Nun differenziert sich das Ovar ziemlich spät in der Puppe, der Hoden aber schon früh in der Raupe. Tritt also bei männlichen Individuen der Umschlag zum Weiblichen spät ein (schwache Intersexualität), so ist der Hoden und die Spermatogenese längst vollendet. Solche schwach intersexuellen Männchen enthalten also hauptsächlich normale Spermien im Hoden neben den atypischen, die auch keinem normalen Hoden fehlen. Bei starker Intersexualität tritt aber der Umschlag zur Weiblichkeit schon ein, wenn die Spermatogenese noch nicht abgelaufen ist. Während sich von nun ab Urgeschlechtszellen zu Eiern umbilden, vollendet ein Teil der Samenfollikel — andre zerfallen — ihre Spermatogenese zu atypischen Spermien. Ein solcher Hoden enthält dann, wenn der intersexuelle Falter ausschlüpft, neben degenerierenden Zellgruppen und Eizellgruppen Bündel typischer Spermien, die oft zusammengerollt und degenerierend erscheinen, und hauptsächlich atypische Spermien. In den stärksten Fällen von männlicher Intersexualität fehlten aber die typischen Spermien völlig und der ganze Hoden war gefüllt mit riesigen Bündeln atypischer Spermien.

Die verschiedenen Stufen intersexueller Männchen, bis hinauf zu denen, die noch begattungsfähig waren, wurden nun mit Weibchen gepaart und die Copula verlief erfolgreich. Da die Weibchen danach stets ihren Eierschwamm absetzten, so muß die Copula wenigstens insofern erfolgreich gewesen sein, als sie jenen Legereflex normal auslöste. Denn mit außerordentlich seltenen Ausnahmen tritt er bei unbegatteten Weibchen nicht ein. Nun erwiesen sich die Eier aus Copulationen mit den niederen Stufen intersexueller Männchen in normalem Prozentsatz befruchtet. Bei Verwendung mittlerer Stufen männlicher Intersexualität wurden aber nur wenige Eier erfolgreich befruchtet. So schlüpften in Eierschwämmen von 100—300 Eiern im Jahre 1916 in vier solchen Kombinationen nur drei, drei, zwei und drei Räupchen. Waren aber die höchsten Grade copulationsfähiger intersexueller Männchen, deren Hoden mit atypischen Spermien gefüllt waren, benutzt worden, so schlüpfte in keinem Falle ein Räupchen aus, die Eier erwiesen sich alle als unbefruchtet.

Dies Resultat deutet in hohem Maß darauf hin, daß die atypischen Spermien weder befruchtend noch entwicklungserregend wirken können; wir sind uns aber klar darüber, daß es immer noch nicht als endgültiger Beweis angesehen werden kann. Zusammen mit allen andern Tatsachen aber hat dieser Versuch wohl beträchtliches Gewicht.

2) Die Bedeutung der atypischen Spermien.

Welche Bedeutung haben nun die atypischen Spermien, wenn sie nicht befruchtungsfähig sind? Wir können die Antwort aus zwei Tatsachengruppen ableiten.

a) Die atypische Spermatogenese in Gewebekulturen.

Wir zeigten an andrer Stelle (1915, 16), daß es möglich ist, mit den Methoden der Gewebekultur Spermatogenese in vitro zu erzielen. Bei dieser Gelegenheit wurden die folgenden Beobachtungen gemacht, die sich auf unser Problem beziehen.

1. In den Hoden von *Samia cecropia*-Puppen, die im Herbst 1914 zu Gewebekulturen verwandt wurden, fanden sich ausschließlich normale Spermatocysten, gefüllt mit Spermatogonien oder Spermatocyten vor den Reifeteilungen. In genügend warm gehaltenen Kulturen führten genügend alte Cysten die Reifeteilung völlig normal durch, und eine sehr große Zahl von ihnen begann die Spermiogenese bzw. führte sie durch. Nicht eine einzige Cyste bildete atypische Spermien oder andre Abnormitäten (abgesehen von völligem Absterben).

2. Im Januar und Februar des folgenden Jahres (1915) zeigten die frischen Gewebekulturen bereits zahlreiche degenerierende Cysten jeden Alters. Die im Hoden so häufige Zelldegeneration hatte also jetzt erst eingesetzt. Gleichzeitig erwies sich aber das Material als sehr empfindlich für die abnormen Verhältnisse der Gewebekultur. Denn nur wenige Cysten waren imstande, eine normale Reifeteilung auszuführen. Für die meisten war es charakteristisch, daß diese Teilung begann, aber nicht gelang. Die Zellen machten oft während mehrerer Tage Ansätze dazu, bildeten eine Spindel aus, die sich dann wieder zurückbildete, um von neuem aufzutreten. Abnorme Spindelformen traten auf, Strömungen und Zuckungen wurden in den Zellen beobachtet, schließlich ging aber die Cyste zugrunde. In solchen Kulturen führten dann nur ganz vereinzelte Cysten eine normale Spermiogenese durch, dagegen entwickelten sich bereits einige atypische Bündel.

3. Ende Februar wurden einige Puppen für eine Woche im Thermostat bei 25° gehalten. Als die Hoden untersucht wurden, enthielten sie neben einer Menge degenerierenden Materials eine Majorität atypischer Spermien.

Diese Befunde zeigen klar, daß die Ausbildung apyrener Spermien Hand in Hand geht mit einem physiologischen Zustand, der Zelldegeneration begünstigt. Wir glauben aber, daß man doch etwas weiter kommen kann, als zu den Worten degenerativ, abortiv. In unsrer Arbeit über die

Spermatogenese in vitro zeigten wir, daß die Spermatocyte, die sich in eine Spermie umwandelt, eine Zelle ist, die äußerst fein auf osmotische Veränderungen reagiert. Wir suchten zu beweisen, daß die feine zellige Membran, die die Spermatocyste bildet, eine osmotisch-regulatorische Funktion hat und daß die Umbildung der Spermatiden in die Spermien nichts ist als eine specifische physikalisch-chemische Reaktion des Zellleibs auf typisch sich ändernde, osmotische Bedingungen. Ihr typischer Ablauf beruht also wahrscheinlich auf zwei Variabeln, nämlich der physikalisch-chemischen Beschaffenheit der osmotischen Membran (Cystenhaut) und der Beschaffenheit der umgebenden Lymphe. Jede Veränderung von einem oder beiden schafft ein neues physikalisches System für die Umgebung der Zelle und zwingt damit das Protoplasma zu andern Reaktionen. In älteren Hoden tritt diese Situation ein, und das Reaktionsprodukt ist eine Zelldegeneration, wenn die neuen Bedingungen ein Weiterleben der Zelle unmöglich machen, oder aber die Ausbildung atypischer Spermien, wenn die Bedingungen eine Weiterführung der Spermiogenese erlauben.

Diese Schlußfolgerung wird durch folgende Tatsache weiter gestützt. Eine der charakteristischsten Erscheinungen der atypischen Spermatogenese ist es, daß die Chromosomen sich in einzelne Kernbläschen, Karyomeriten, umbilden, die später mit dem Protoplasma der Zelle abgestreift werden. Nun ist schon lange von Czapek und Haecker gezeigt worden, daß eine Karyomeritenbildung aus Chromosomen durch Narkotisierung von Zellen hervorgebracht werden kann. Noch ähnlicher aber den Bildern der atypischen Reifeteilung sind die Karyomeritenbildungen, die Conklin in Furchungszellen von *Crepidula* durch osmotische Änderungen des Mediums hervorrief. Dies zeigt, daß die scheinbar specifischen Charaktere der Reifeteilungen der atypischen Spermiogenese Dinge sind, die überhaupt in sich teilenden Zellen durch physikalisch-chemische Änderungen des Mediums hervorgerufen werden können, also nichtspecifische Reaktionen der Zelle.

Vielfach basiert die Annahme, daß die atypischen Spermien irgend eine Funktion haben müssen, auf der Überzeugung, daß so überaus komplizierte und für jede Art typische Elemente nicht gut für nichts und wieder nichts entstehen können. Die vorstehend skizzierten Auffassungen zeigen, daß eine derartige Schwierigkeit nicht besteht. Die Samenzelle ist ein physikalisch-chemisches System, dessen Form und andre Besonderheiten die Konsequenz ihrer eignen Beschaffenheit und des Zustandes der verschiedenen Variabeln der Umgebung sind. Wird in diesen Variabeln aber etwas geändert, so nehmen die betreffenden Zellcharaktere zwangs-

läufig eine andre, aber specifische Beschaffenheit an. Daß ein degeneratives, abortives Zellprodukt so specifisch erscheint, ist also in gleicher Weise ein zwangsläufiges Produkt des gegebenen physikalisch-chemischen Systems, wie die specifische Form einer Galle, einer Liesegangschen Niederschlagsfigur, eines flüssigen Kristalls usw.

b) Die Ursache der Entstehung der atypischen Spermien im intersexuellen Hoden.

Die vorher genannten Tatsachen in bezug auf die Bildung der atypischen Spermien im intersexuellen Hoden deuten auf die gleiche Erklärungsursache hin. Da auch normalerweise sich im Hoden des Schwammspinners atypische Spermien entwickeln, so kann es sich nur um Verstärkung von auch sonst vorhandenen Verhältnissen handeln und nicht etwa um eine specifische Wirkung der Geschlechterumkehr, Weiblichwerden der Samenzellen oder dergl. Das intersexuelle Männchen unterscheidet sich nun vom normalen dadurch, daß das Ende seiner Entwicklung weiblich ist. Dies betrifft alle Organe wie auch den Stoffwechsel, somit auch die Hämolymphe. Die Spermatogenese geht also in weiblicher Hämolymphe zu Ende. Sodann beginnen ja die Geschlechtszellen bei Intersexualität mit der Geschlechtsumkehr degenerative Veränderungen zu erleiden, deren primäre Ursache wohl der veränderte Chemismus des Körpers ist. So haben wir wohl die gleichen Faktoren der Ausbildung der atypischen Spermien vor uns, wie wir sie im letzten Abschnitt fanden.

Sollte dabei der weibliche Zustand der Hämolymphe, also ein chemisch-differentes Medium, das entscheidende sein (es ist bekannt, daß bei Insekten die Hämolymphe beider Geschlechter chemisch verschieden ist), so müßte das gleiche Resultat wie bei Intersexualität auch erzielt werden bei rechtzeitiger Transplantation von Hoden auf weibliche Raupen. Unsre eignen Versuche, dies zu demonstrieren, wurden leider durch rohe Gewalt zerstört und konnten noch nicht wiederholt werden. Dagegen bildet Meisenheimer, S. 33, Fig. 21, Hoden von Männchen und solche, die auf Weibchen transplantiert waren, ab. Die Figur zeigt merkwürdigerweise für letztere nur apyrene Spermien, soweit die Zeichnung zu urteilen erlaubt. Auf meine Bitte war Herr Kollege Meisenheimer so freundlich, mir die betreffenden Präparate zu schicken. Tatsächlich zeigen die Schnitte des transplantierten Hodens ein außerordentliches Überwiegen der atypischen Spermien. In umstehender Figur sind Mikrophotogramme des normalen und transplantierten Hodens nach Meisenheimerschen Präparaten wiedergegeben. Die atypischen Spermienbündel im intersexuellen Hoden finden sich in unsrer Arbeit über Intersexualität abgebildet.

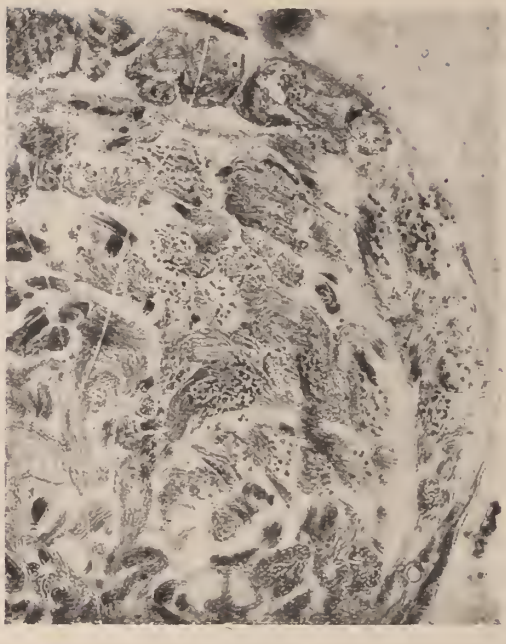


Fig. 1.

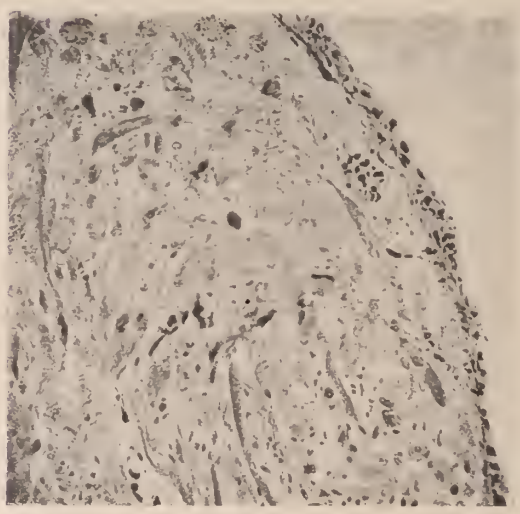


Fig. 2.

3. Einwände.

In einigen neuen Arbeiten kommt GATENBY zu dem gleichen Schluß wie wir in bezug auf die Nichtfunktionsfähigkeit der atypischen Spermien. Er hält sie für Degenerationsprodukte, die im Zusammenhang mit der auch sonst so häufigen Zelldegeneration im Hoden entstehen und durch Veränderungen in Zellen bedingt sind, die das harmonische Zusammenarbeiten der einzelnen Zellbestandteile unmöglich machen. Dagegen erhebt er einige Einwände gegen unseren Versuch, die Bildung der atypischen Spermien als physikalische Reaktion auf die Zustände der Umgebung aufzufassen. Diesen Einwänden seien ein paar Worte gewidmet.

Die folgenden Punkte werden angeführt als gegen eine Verursachung durch chemische Beschaffenheit der Hämolymphe sprechend:

1. Gleichaltrige Individuen zeigen oft verschiedene Grade des Fortschritts der Spermatogenese.
2. Bei manchen Arten verläuft die Spermiogenese in der Raupe, bei andern erst in der Puppe.
3. Apyrene Spermien mögen im Hoden vor den eupyrenen gebildet werden.
4. Beide Sorten können gleichzeitig entstehen.
5. Die Erklärung paßt nicht für Mollusken.

Zu diesen Einwänden sei folgendes bemerkt: Bei den Schmetterlingen entwickelt sich stets eine ganze Spermatocyste entweder normal oder abnorm. Wäre es nicht die Summe der Bedingungen, unter denen die ganze Cyste steht, so sollten meistens gemischte Cysten zu erwarten sein, es sei denn, daß bereits die Ursprungszelle der Cyste atypisch determiniert sei. Dies wird aber durch die Intersexualitätsbefunde ausgeschlossen. Die Punkte 1—4 hätten nur dann Gültigkeit, wenn der Zustand der Hämolymphe die einzige Variable des Systems wäre. Tatsächlich hängen aber die physikalisch-chemischen Verhältnisse in der Cyste sowohl von der umgebenden Hämolymphe wie dem Zustand der Cystenhülle (Follikelmembran) ab, wie in unsrer Arbeit über Spermiogenese in vitro gezeigt wurde. Die Cystenhülle aber hat ganz besondere Eigenschaften, z. B. die Fähigkeit, zu Bindegewebe auszuwachsen, reichlich Fett zu speichern, sich zu verdicken. Bei konstantem Zustand der Hämolymphe genügt also eine Veränderung in dieser Membran, um andre Bedingungen innerhalb der Cyste zu schaffen, ebensogut wie umgekehrt. Also nicht die Hämolymphe als solche, sondern das ganze osmotische System Hämolymphe—Cystenmembran—Cysteninhalt erscheint uns entscheidend. Was den Fall der Mollusken betrifft, so muß als gewichtiger Einwand anerkannt

werden, daß nach Reinke bereits die Spermatogonien, aus denen atypische Spermien entstehen, different sind. Da aber für Mollusken bis jetzt jegliche experimentelle oder biologische Daten fehlen, die eine Stellungnahme erlauben, so warten wir besser weitere Tatsachen ab.

Zitierte Literatur.

Conklin, E. G. 1912. Experimental studies on nuclear and cell division in the eggs of Crepidula. Journ. Ac. Sc. 15. 1912.

Doncaster, L. 1911. Some stages in the spermatogenesis of Abraxas grossulariata and its variety lacticolor. Journ. Genetics I.

Gatenby, J. Brontë. 1917, a. The cytoplasmic inclusions of the germ-cells. Part I. Quart. J. Mier. Sc. 62.

—— 1917, b. The degenerate (apyrene) sperm formation of moths etc. Ibid.

Goldschmidt, R. 1910. Kleine Beobachtungen und Ideen zur Zellenlehre I. Arch. f. Zellf. 6.

—— 1915. On spermatogenesis in vitro. Proc. Nat. Ac. Sc. I.

—— 1916, a. Einige Versuche zur Spermatogenesis in vitro. Arch. f. Zellf. 14.

—— 1916, b. Über einige Erscheinungen in Gewebekulturen von Insekten. Biol. Ztrbl. 36.

—— 1916, c. The function of the apyrene spermatozoa. Science 44.

—— Untersuchungen über Intersexualität (im Druck). Ztschr. f. ind. Abstl.

Haecker, V. 1900. Mitosen im Gefolge amitosenähnlicher Vorgänge. Anat. Anz. 17.

Hertwig, R. 1903. Über Korrelation von Zell- und Kerngröße usw. Biol. Centralbl. 23.

—— 1912. Über den derzeitigen Stand des Sexualitätsproblems usw. Biol. Centralbl. 32.

Kemnitz, G. von. 1914. Beiträge zur Kenntnis des Spermatozoendimorphismus. Arch. f. Zellf. 12.

Kuschakewitsch, S. 1910. Zur Kenntnis der sogenannten wurmförmigen Spermien der Prosobranchier. Anat. Anz. 37.

Lams, H. 1910. Récherches concernant le dimorphisme etc. Ann. soc. med. Gand. 89.

Meisenheimer, J. Experimentelle Untersuchungen über Soma- und Geschlechtsdifferenzierung. Jena, Fischer.

Meves, F. 1903. Über oligopyrene und apyrene Spermien usw. Arch. f. mikr. Anat. 61.

Popoff, M. 1902. Eibildung bei Paludina vivipara usw. Arch. f. mikr. Anat. 70.

Reinke, E. G. 1914. The development of the apyrene spermatozoa of Strombus tuberculatus. Publ. 183 Carnegie Inst. Wash.

Degenerationserscheinungen in den Borstenbildungszellen, Chloragogenzellen und Samentaschenepithelzellen der Lumbriciden.

Von

Dr. **Andreas von Szüts,**
Budapest, Ungarisches Nationalmuseum.

Mit Tafel XV.

(Eingegangen September 1915.)

In einer umfassenden Arbeit (8) über die Anatomie und Histologie einer Lumbricide, *Archaeodrilus dubiosus* (Örley), führte ich ganz kurz die bezeichneten Degenerationserscheinungen an, ausgenommen die Degeneration in den Samentaschenepithelzellen, weil die genannte Lumbricidenart durch den Mangel von Samentaschen charakterisiert wird.

Seitdem untersuchte ich eingehend die bezeichneten Zellendegenerationen sowohl in *Archaeodrilus dubiosus*, als auch in *Eisenia rosea* (Sav.), und in letzterer Art konnte ich gelegentlich bei einer Untersuchung des Samentaschenepithels mit den beiden ersterwähnten Zellenarten vollkommen übereinstimmende Degeneration, nebst andern bemerkenswerten Erscheinungen nachweisen.

Als Grundlage meiner Untersuchungen dienten Paraffin- und Celloidin-Paraffinschnittserien von 3—5 μ Dicke von einem Material, welches mit Bouin- und Mannscher Flüssigkeit und mit meinem Platinchlorid-Formol-Sublimat (7) fixiert worden ist. Gefärbt wurde mit Eisenhämatoxylin-Aluminiumalizarin nach mir (7), mit Eisenalizarin-Kristallviolett bezüglich Toluidinblau nach Benda und mit Dreifachfärbung nach Apáthy.

Über die Ergebnisse meiner Untersuchungen soll im folgenden berichtet werden.

Über die Zusammensetzung der Borstenfollikel beider Lumbricidenarten kann, größtenteils in Übereinstimmung mit den Untersuchungen von Sajović (4), folgendes angeführt werden.

Die Borstenfollikel setzt sich aus drei Teilen: 1. Follikelhals, 2. Follikelkörper und 3. Follikelbasis zusammen.

Im Follikelhals bildet die Epidermis neben der Borste eine eingebogene Tasche (Taf. XV, Fig. 1). Die Deckzellen sind hier niedriger, kubisch, sie tragen eine Cuticula und dem Epithel mangelt es an Drüsen vollkommen. In der Region, wo die Follikelhalszellen sich an die Borste legen, umfassen die Zellen mit einer ringartigen Anschwellung die Borste, und in den Zellen sind spiral laufende, mit Eisenhämatoxylin stark gefärbte Fasern sichtbar (Taf. XV, Fig. 1 *sp*). Diese wurden von Sajovič (4) unter dem Namen »Spiralfasern« beschrieben; die Fasern haften an der Oberfläche der Borstencuticula, und sie laufen rings um den Borstenkörper spiralig herum.

Den folgenden Teil des Follikelhalses bildet die Grenzzone von Sajovič. Ihre Follikelzellen sind den vorigen ähnlich, in denselben sind starke, kurze Zugfibrillen (Tonofibrillen) sichtbar, welche mit einem Ende sich an die Spiralfasern, mit dem andern an die Borstencuticula, in der Nähe des Borstenretractors haften, sie vermitteln nachher die Muskelwirkung auf den Borstenkörper.

Der zweite Teil der Borstenfollikel, der Follikelkörper, ist nach Sajovič eine feine, dünne, membranartige Scheide, in welcher die Follikelkörperfasern sichtbar sind. Dieser Teil ist in *Archaeodrilus dubiosus* nach meinen Untersuchungen von länglichen, spindelförmigen, kleinkernigen Zellen gebildet, welche in mehreren Schichten übereinander gelagert sind und die wahrscheinlich den »kleinkernigen Follikelzellen« von Sajovič entsprechen (Taf. XV, Fig. 2 *k*).

Der dritte Teil des Borstenfollikels, die Follikelbasis, ist von Zellen mit großen Kernen und faserigem Protoplasma gebildet (Taf. XV, Fig. 3). Diese Zellen sind die »großkernigen Faserzellen« von Sajovič. Die Fasern laufen in senkrechter Richtung zur Borstenoberfläche, wo sie sich, ein wenig verdickend, anhaften.

In den Zellen sind außerdem mitochondriaähnliche, kugelige Körner zu bemerken, welche mit Eisenhämatoxylin und mit den Bendaschen Mitochondriafärbungen stark gefärbt werden. An der Borstenbasis sind die Fibrillen bogenförmig eingekrümmt. In dieser Gegend befindet sich die große Borstenbildungszelle (Taf. XV, Fig. 3 *Bz*). In ihrem alveolären und feinkörnigen Protoplasma sind wellige und korkzieherartig gewundene Fibrillen und die schon früher erwähnten mitochondriaartigen Körner zu sehen, welche letzteren reihenförmig aneinander geordnet, den Eindruck machen, daß die Fibrillen aus diesen Körnern ihren Ursprung nehmen. Die Fibrillen laufen in der oberflächlichen Zone des Zellkörpers mit der Oberfläche parallel, aber in der Borstenbasis richten sie sich senkrecht an die Borste, und sie setzen sich in den Fibrillen der Borstengrundsubstanz direkt fort (Taf. XV, Fig. 4 *k*).

Sajovic erinnert sich nur mit wenigen Worten jener Beobachtung, daß die Borstenbildungszelle nach der Beendigung der Borstenentwicklung wahrscheinlich einer Degeneration unterliegt.

In bezug auf diese Degeneration und ihre Ursachen gelang es mir durch meine Untersuchungen nähere Angaben zu schaffen.

Der Umriß der Bildungszelle wird unregelmäßig, oft verwischt (Taf. XV, Fig. 3 *Bz*). In ihrem Protoplasma sind an gewissen Stellen alveoläre Strukturen, manchmal sozusagen fibrilläre Netzwerke zu bemerken, welche mit Eisenhämatoxylin nur ein wenig stärker gefärbt werden, als das homogene Protoplasma (Taf. XV, Fig. 4). Diese Netzwerke sind also nicht von Borstenbildungsfibrillen gebildet. Der Zellkern ist riesig gewachsen, sein Umriß ist unregelmäßig, der Kern ist im ganzen zusammengefallen, im Innern ist das Chromatingerüst aufgelöst, der Nucleolus ist dagegen viel größer geworden (Taf. XV, Fig. 3 *k*). Die Zelle zeigt also in jedem ihrer Teile die Merkmale der Degeneration.

In dem oberflächlichen Teile der Zelle sieht man in Gruppen geordnet kleinere Kerne, welche dichtes, körniges Chromatin enthalten, sie sind also gesunde, nicht degenerierte Zellkerne (Taf. XV, Fig. 4 *p*). Es kann leicht festgestellt werden, daß diese Gebilde die Kerne phagocytotischer Lymphzellen sind, welche in das Protoplasma der Borstenbildungszelle eingedrungen sind und deren fibrilläre Degeneration durch ihren phagocytotischen Angriff veranlaßt wurde. Die fibrilläre Struktur der Bildungszelle, als Beweis für ihre Degeneration, ist meistens in der Umgebung dieser Phagocytenkerne wahrzunehmen.

Die Degeneration der Borstenbildungszelle ist jenen Degenerationserscheinungen ähnlich, welche in Schneckeneizellen durch die Untersuchungen von L. Soós (5) bekannt worden sind. Soós beschreibt die Merkmale der Degeneration der Schneckeneizellen ganz ähnlich meinen Beobachtungen an der degenerierenden Borstenbildungszelle der Lumbriciden: »the egg-cells ... were more or less degenerated: their outlines were uncertain, their cytoplasm was decomposed, and not granular or filled with vitelline bodies, but it formed a peculiar fibrous-granular reticulate mass, their nucleus wrinkled, more or less dissolved, their chromatin desintegrated into larger or smaller granules, their nucleus and nucleolus were very often extremely large which.«

Die Degeneration des Zellkernes beginnt also mit einer Hypertrophie, mit welcher die Hypertrophie des Nucleolus verknüpft ist. Dieselbe Erscheinung wurde auch von R. Hertwig (2) bei der Zellkerndegeneration von *Actinosphaerium Eichhorni* beobachtet, welcher Prozeß ebenso der geschilderten Degeneration des Borstenbildungszellkernes der Lum-

briciden in jeder Hinsieht ähnlich abläuft. Soós (5) schreibt ferner, ganz übereinstimmend mit meinen Beobachtungen: »The phagocytes .... penetrate deeply into the interior of the cell-body. From the cytoplasms of the affected egg-cells there remains only a granular-fibrous wetlike structure which is always a typical result of their phagocytosis.«

Von den Phagocyten, welche in die Borstenbildungszelle eingedrungen sind, ist nur der Kern deutlich zu erkennen, ihr Protoplasma ist mit dem Protoplasma der angegriffenen Bildungszelle zusammengeflossen. Um jeden solchen Phagocytenkern ist ein heller Hof wahrzunehmen, welcher wieder von einer Masche des fibrillären Netzwerkes des degenerierten Bildungszellenprotoplasmas begrenzt wird (Taf. XV, Fig. 4 *p*).

Ein weiterer Fall bemerkenswerter Degenerationserscheinungen ist in den Chloragogenzellen zu finden.

In *Archaeodrilus dubiosus* sind die Chloragogenzellen auf dem ventralen Teile des Darmsinus niedriger, und sie haben keinen lang ausgezogenen Stiel, sondern sie sitzen mit breiter Basis auf der Wand des Darmsinus (Taf. XV, Fig. 5). Die Kerne sind rund, im hellen Kernsaft sind feines Kerngerüst, ziemlich dicht gedrängte Chromatinkörner und ein großer Nucleolus sichtbar. Außer solchen helleren, lockeren, Chromatin enthaltenden Kernen sind auch dunklere Kerne mit dichterem Chromatin vorhanden. Auf den seitlichen Teilen des Darmes sind schon höhere, schlankere Chloragogenzellen vorhanden, welche mit lang ausgezogenem Stiele auf dem Sinus sitzen und welche der bekannten typischen Form der Chloragogenzellen vollkommen entsprechen. Ihre Kerne sind abgeplattet, in manchen Zellen ganz stäbchenförmig, mit dunklem, dichtem Chromatin. Auf der dorsalen Seite des Darmes sind noch mehr verlängerte, platte Zellen und in ihrem verlängerten Teile stäbchenförmige, dunkle Kerne zu finden (Taf. XV, Fig. 6). Neben dem dorsalen Hauptgefäß sind die sehr verlängerten, langgestielten Zellen in Form mehrreihigen Epithels geordnet, in welchen kleine rundliche Zellkerne sichtbar (Taf. XV, Fig. 7) sind.

Das Plasma zeigt in den Zellen ein sehr schönes Netzwerk, dessen Maschen den Durchschnitten von Alveolen entspreehen, das Plasma hat also eine alveoläre Struktur. In den Alveolenwänden sind kleine, mit Eisenhämatoxylin tiefschwarz gefärbte Körner sichtbar, welche die ersten Stadien von Secretkörnern der Chloragogenzellen darstellen. Diese Körner vergrößern sich allmählich infolge der Zellentätigkeit, dann treten sie von den Alveolenwänden aus und kommen in das Alveolenlumen hinein, wo diese größeren, schwarzen Körner mit einem hellen Hofe — mit dem

Alveolenlumen — umgeben bemerkbar werden (Taf. XV, Fig. 5). Die Zellen werden mit den Secretkörnern allmählich gefüllt.

Die Chloragogenzellen, welche sich im Typhlosolis befinden, sind nicht sehr verlängert und haben ein lockeres, maschiges Plasma. In dem Zellkörper sind größere Körner nicht zu finden, nur an den Knotenpunkten des Netzwerkes sind winzige Körner bemerkbar (Taf. XV, Fig. 8). Die Umrisse der Zellkerne sind unregelmäßig, geschrumpft, das Chromatin ist dicht, körnig, ein besonderer Nucleolus kann nicht bemerkt werden. Die Zellen zeigen also Degenerationsmerkmale. Zwischen diese Chloragogenzellen, welche das Typhlosolis ausfüllen, dringen Phagocyten, mit stäbchenförmigen Bacterien erfüllt, in großer Zahl ein. Nach meiner Ansehauung ist es sehr wahrscheinlich, daß die Degeneration der Chloragogenzellen von diesen eingedrungenen Phagocyten veranlaßt wird (Taf. XV, Fig. 9 *b*).

Willem und Minne (9) veröffentlichten jene interessante Beobachtung, daß nach einer Injektion von Regenwürmern mit ammoniakalischem Carmin von den Enden der Chloragogenzellen wasserhelle, durchsichtige, vollkommen homogene Blasen abgelöst werden. Die genannten Autoren sind davon überzeugt, daß sie in der geschilderten Beobachtung keinen regelmäßigen physiologischen Vorgang vor Augen haben, die Erscheinung wird dagegen durch die traumatische Wirkung der Injektion hervorgerufen.

Nach meinen Beobachtungen ist die Ablösung von Blasen ebenso von eingedrungenen Phagocyten veranlaßter Degeneration zuzuschreiben. Die Ablösung von Blasen beobachtete ich hauptsächlich an Chloragogenzellen, welche sich in der Nähe des Dorsalgefäßes befinden, und diesen Vorgang halte ich für eine regelmäßige und ziemlich gewöhnliche Erscheinung (Taf. XV, Fig. 10).

Die von den Zellen abgelösten Blasen sind hell, homogen, das charakteristische plasmatische Netzwerk der Chloragogenzellen ist in denselben nicht vorhanden. Größere schwarze Körner können in den Blasen nur spärlich bemerkt werden, sie sind dagegen mit hellen Kügelchen gefüllt, welche wahrscheinlich den gewöhnlichen Chloragogenkörnern entsprechen, jedoch infolge der Degeneration chemisch verändert worden sind und ihre Fähigkeit sich mit Hämatoxylin zu färben verloren haben.

An dem weiteren Verlauf der Degeneration nehmen die Phagocyten folgenderweise teil. Zwischen das Rückengefäß und die Schicht der Chloragogenzellen dringen zahlreiche Phagocyten ein (Taf. XV, Fig. 11 *p*). Die zusammenfließende Masse der abgelösten Blasen wird von diesen Phagocyten verzehrt. Infolge dieser Zerstörung durch die Phagocyten entsteht

in der plasmatischen Masse ein fibrilläres Netzwerk, endlich verändert sich das Ganze zu einer verfließenden, homogenen Masse, in welcher lockeres Fibrillengerüst, zerstreute oder zu himbeerähnlichen Kügelchen vereinigte, schwarze Chloragogenkörner und die zerstörenden Phagocyten zu sehen sind (Taf. XV, Fig. 12). Das Plasma der Phagocyten verfließt in manchen Stellen mit der zerstörten Masse, und in solchen Fällen kann nur der Kern der Phagocyte deutlich wahrgenommen werden (Taf. XV, Fig. 12 *k*). Mit einem Worte, es folgt eine fibrilläre Degeneration der phagocytischen Zerstörung in der abgelösten Blasenmasse nach, ganz ähnlicherweise, wie es bei den Lumbriciden in den Borstenbildungszellen von mir und in Eizellen der Helicicden von L. Soós (5) nachgewiesen wurde. Eine andere Form der Chloragogenzellendegeneration wurde von mir (6) bei *Tubifex* schon früher nachgewiesen. In diesen Zellen schrumpft der Kern, das Chromatin zerfällt zu Körnern und zerstreut sich in dem Zellkörper. Dieser Vorgang ist der Degeneration, welche von R. Hertwig (2) bei *Actinosphaerium Eichhorni* beschrieben wurde, ähnlich. Die degenerierenden Chloragogenzellen von *Tubifex* verlängern sich, welcher Vorgang mit der Degeneration ihrer Kerne verbunden ist, und zum Schlusse lösen sich ihre keulenförmigen Enden mit Concrementen gefüllt ab.

Als eine interessante Erscheinung kann hervorgehoben werden, daß die Chloragogenzellen, welche nichts anderes als modifizierte Peritonealzellen sind, sich von ihrem Lager ablösen, wie die Geschlechtszellen, und in den Chloragogenzellen ein ganz ähnlicher Degenerationsvorgang wie in Geschlechtszellen, nämlich in Eizellen von Helicicden, nachweisbar ist. Das Interesse dieser Vorgänge ist in ihrem Verhältnisse zur Gonocöltheorie von A. Lang (3) zu suchen. Im Sinne der genannten Theorie kann das Cölom auf erweiterte Gonadenhöhlen niederer Wirbellosen zurückgeführt werden, die Zellen, welche das Cölom auskleiden, nämlich die Peritonealzellen, sind also mit Geschlechtszellen homolog. Die Tatsache, daß Chloragogenzellen, welche als modifizierte Peritonealzellen betrachtet werden können, sich von ihrem Lager ablösen, wie Geschlechtszellen vom Keimepithel, und in Chloragogenzellen derselbe Degenerationsvorgang wie in Eizellen nachweisbar ist, kann für die Richtigkeit der Gonocöltheorie von A. Lang verwertet werden.

Der dritte Fall bemerkenswerter Degenerationsvorgänge wurde in den Samentaschen (Receptacula seminis) von *Eisenia rosea* nachgewiesen. Die kugelförmigen Samentaschen dienen, wie bekannt, für die Aufbewahrung der Spermien. Die Wandung der leeren Samentasche ist vom einschichtigen Cylinderepithel und von einer syncytiumartigen Hülle (Taf. XV, Fig. 13 *s*) gebildet. Dieses Cylinderepithel ist, wie es auch von Bergh (1)

hervorgehoben wurde, außerordentlich schön. Die Epithelzellen funktionieren, nach ihrer Struktur beurteilt, drüsenartig. Ihr Plasma ist körnig und in der Zellenbasis ist eine Längsstreifung sichtbar (Taf. XV, Fig. 13). Die Zellen haben auf ihrem terminalen Ende einen dunklen Stäbchenbesatz, und oberhalb desselben sind dunkle, kugelige Secretkörner sichtbar. Das ganze Plasma samt den eingesperrten Körnern und stäbchenförmigen Gebilden färbt sich mit Hämatein in verschiedenen Nuancen des Violetts. Die Kerne der Epithelzellen sind groß, elliptisch, hell, mit großem, centralem Nucleolus und mit Chromatinkörnern an ihrer Oberfläche. Zwischen den basalen Teilen der Epithelzellen sind verstreute, runde Zellkerne mit körnigem Chromatin sichtbar (Taf. XV, Fig. 13 *k*), deren Bedeutung unten klargestellt wird. Das Lumen der Samentasche ist mit körnigem Secret gefüllt (Taf. XV, Fig. 13 *p*), welches ein Produkt der Samentaschenepithelzellen ist und dazu dient, daß die aufgenommenen Spermien in dieser Flüssigkeit schwimmen können. In der syncytiumartigen peritonealen Hülle sind große, kugelige oder elliptische, blasenähnliche Kerne, welche helle Kernflüssigkeit und Chromatinkörner enthalten (Taf. XV, Fig. 13 *s*). In der Hülle verästeln sich auch Blutcapillaren, welche in den sehr verdickten Hüllen von Samentaschen, die mit Spermien gefüllt sind, in größerer Zahl hervortreten (Taf. XV, Fig. 14 *e*).

Die Hülle von Samentaschen, die mit Spermien gefüllt sind, ist, wie eben hervorgehoben wurde, dicker, ihre Kerne sind kleiner, mit dichterem Chromatin (Taf. XV, Fig. 14 *k*). Die Hülle selbst ist von Bindegewebsfasern, die sich mit Rubin S hellrot färben, gebildet, zwischen welchen Quer- und Längsschnitte weiter Blutcapillaren gesehen werden können (Taf. XV, Fig. 14 *e*). Innerhalb der Hülle ist eine rot gefärbte, deutliche Basalmembran bemerkbar (Taf. XV, Fig. 14 *a*). Innerhalb dieser Basalmembran wird die Stelle des oben beschriebenen Epithels von einer aufgeschwollenen, körnigen, degenerierten Masse eingenommen, welche das Lumen der mit Spermien gefüllten Samentasche auskleidet. Die basalen Teile dieser Masse werden mit der Dreifachfärbung von Apáthy grau und die oberen Teile gelb gefärbt. Das Epithel der mit Spermien gefüllten Samentaschen degeneriert also zu einer verfließenden, körnigen Masse.

Welche Umstände können zu diesem Degenerationsvorgang Anlaß geben?

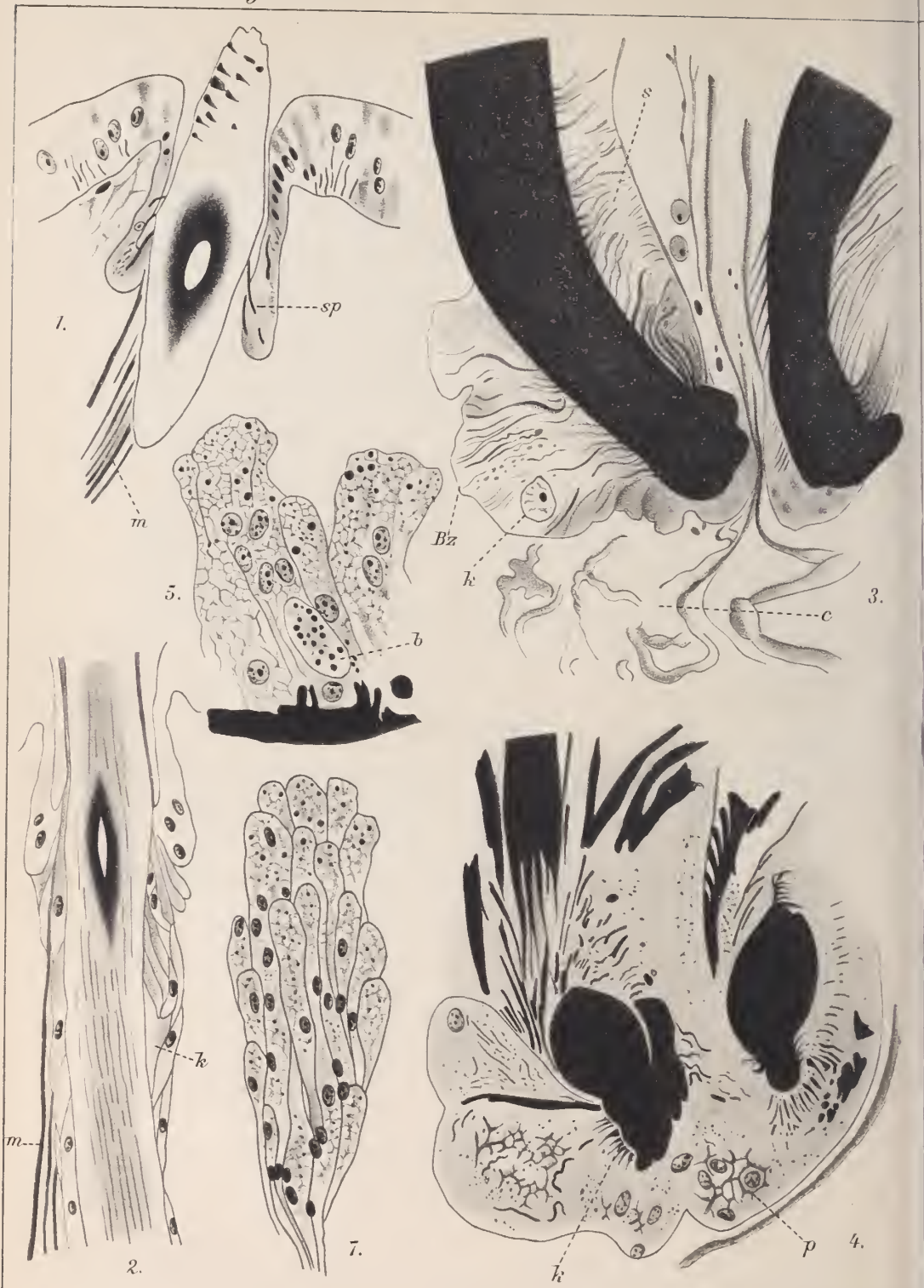
Im unteren Teil des degenerierten Epithels, unmittelbar oberhalb der Basalmembran, sind rundliche Zellen mit unregelmäßigen Umrissen bemerkbar, welche von der Apáthyschen Dreifachfärbung gelb gefärbtes Plasma und einen Kern mit dichtem Chromatin enthalten (Taf. XV, Fig. 14 *p*). Es ist wahrscheinlich, daß diese Zellen Phagocyten entsprechen,

. welche von den Blutcapillaren der peritonealen Samentaschenhülle eingedrungen sind und zur Degeneration des Samentaschenepithels ganz ähnlicherweise Anlaß geben, wie es vorher bei den Borstenbildungszellen und Chloragogenzellen nachgewiesen wurde. Diese Anschauung beruht auf der Beobachtung, daß in Eisenhämatoxylinpräparaten im basalen Teil des degenerierten Epithels, also in der Stelle, wo die Phagocyten ihre Wirkung entfalten, ein fibrilläres Gerüst, die charakteristische Spur phagocytischer Zerstörung, beobachtet werden kann (Taf. XV. Fig. 15 *n*). Es ist schon früher hervorgehoben worden, daß in leeren Samentaschen, zwischen den basalen Enden der Epithelzellen, rundliche Kerne bemerkt werden können (Taf. XV, Fig. 13 *k*), welche wahrscheinlich den Kernen in ihrer Eindringung begriffener Phagocyten entsprechen.

Im Lumen gefüllter Samentaschen, unmittelbar oberhalb des degenerierten Epithels, kann blasiges, körniges, mit Hämatein violett gefärbtes Secret und weiter drinnen die Masse der Spermien beobachtet werden (Taf. XV, Fig. 14 *s*). Die Spermien dringen in das degenerierte Epithel in großer Zahl ein (Taf. XV, Fig. 15 *s*), und sie verleihen dem degenerierten Epithel ein Aussehen, wie es von durchkreuzenden Fasern gebildet worden wäre.

Literaturverzeichnis.

1. Bergh, R. S., Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Geschlechtsorgane des Regenwurmes. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. XLIV. 1886.
2. Hertwig, R., Über physiologische Degeneration beim Actinosphaerium Eichorni. Festschrift Haeckel. Jena 1904.
3. Lang, A., Beiträge zu einer Trophocöltheorie. Jena 1903.
4. Sajovič, G., Anatomie, Histologie und Ersatz der Borstenorgane bei Lumbricus. Arb. zool. Inst. Wien. Bd. XVII. 1907.
5. Soós, L., Degeneration and phagocytosis of the egg-cells of the Gastropods. Ann. Mus. Hung. T. IX. 1911.
6. Szüts, A., Adatok az édesvizi csovájóféreg (Tubifex tubifex Müll.) kiválasztó szerveinek ismeretéhez. (Beiträge zur Kenntnis der Excretionsorgane von Tubifex tubifex Müll.). Állattani Közlemények. B. VI. 1907.
7. —— Mikrotechnische Mitteilungen. Zeitschr. wiss. Mikroskopie. Bd. XXIX. 1912.
8. —— Étude morphologique sur l'Archaeodrilus dubiosus. Ann. Mus. Hung. T. XI. 1913.
9. Willem, V. et Minne, A., Recherches sur l'excrétion chez quelques Annélides. Mém. Cour. Acad. Sc. Belgique. T. LVIII. 1899.



Verlag v Wilhelm Engelmann

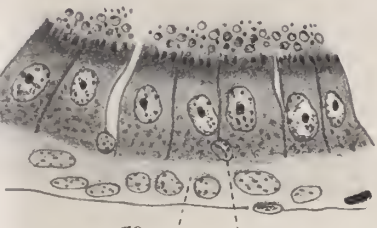
6.

12.

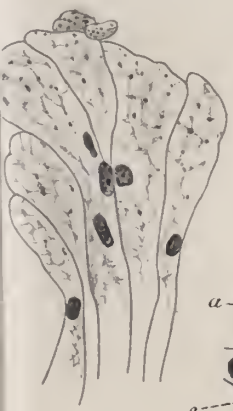
11.

10.

9.

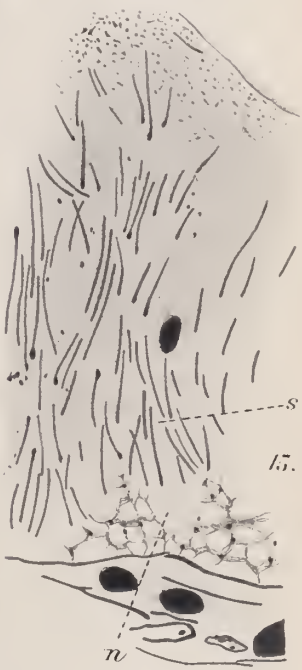


13.



8.

14.



15.

ann in Leipzig.

Lith Anst v E A Funke, Leipzig

Erklärung der Tafel XV.

Sämtliche Figuren wurden nach einer Vergrößerung mit Zeiss Ocular Nr. 4 und Homogenimmersion 1,40 mit Zeichenapparat Abbe-Zeiss gezeichnet. Tubuslänge: 160 mm. Zeichenentfernung, nämlich Entfernung der Zeichenfläche vom oberen Ocularrande: 174 mm.

Die Fig. 1—12 stammen von *Archaeodrilus dubiosus* (Örley), die Fig. 13—15 von *Eisenia rosea* (Sav.).

Fig. 1. Längsschnitt einer Borste nebst Follikelhals. *sp* = Spiralfasern; *m* = Borstenmuskelfasern.

Fig. 2. Längsschnitt einer Borste in der Region des Follikelkörpers. *k* = kleinkernige Follikelzellen; *m* = Borstenmuskelfasern.

Fig. 3. Borstenbasis. *s* = Tonofibrillen; *Bz* = Borstenbildungszelle; *k* = ihr Kern: *c* = Bindegewebsfasern.

Fig. 4. Borstenbasis. *k* = Borstenbildungsfibrillen; *p* = Phagocytenkerne.

Fig. 5. Chloragogenzellen vom Ventralteile des Darmsinus. *b* = Bacteroïdzelle.

Fig. 6. Chloragogenzellen vom Dorsalteile des Darmsinus.

Fig. 7. Chloragogenzellen vom Dorsalgefäß.

Fig. 8. Chloragogenzellen vom Typholosolis.

Fig. 9. Bacteroïdzellen und Bacterien im Chloragogengewebe des Typhlosolis. *b* = Bacteroïdzelle; *i* = Ringmuskelfasern des Darmes.

Fig. 10. Ablösung der Blasen von Chloragogenzellen.

Fig. 11. Chloragogenzellen mit der degenerierten, abgelösten Masse. *p* = Phagocyten; *e* = Querschnitt des Dorsalgefäßes.

Fig. 12. Degenerierte, abgelöste Substanz der Chloragogenzellen. *k* = Phagocytenkerne.

Fig. 13. Querschnitt der leeren Samentasche. Dreifachfärbung nach Apáthy. *s* = peritoneale Hülle mit Kernen; *k* = eingedrungene Phagocytenkerne; *p* = Secret.

Fig. 14. Querschnitt der gefüllten Samentasche. *a* = Basalmembran; *p* = Phagocyten; *e* = Blutgefäße; *k* = Kerne der peritonealen Hülle; *s* = Spermien.

Fig. 15. Querschnitt der gefüllten Samentasche. *n* = Protoplasmagerüst im degenerierten Epithel; *s* = in das Epithel eingedrungene Spermien.

Referate.

Metz, Ch. W. Chromosome studies in the Diptera. I. A preliminary survey of five different types of chromosome groups in the genus Drosophila. Journ. of exper. Zool., Vol. 17, 1914, p. 45–56, with diagram a. 26 figures (plate).

—— Chromosome studies on the Diptera. II. The paired association of chromosomes in the Diptera, and its significance. Journ. of exper. Zool., Vol. 21, 1916, p. 213—262, with 8 plates.

—— Chromosome studies on the Diptera. III. Additional types of chromosome groups in the Drosophilidae. Amer. Natur., Vol. 50. 1916, p. 587—599, with figures.

Die Chromosomenverhältnisse der Dipteren sind im Gegensatz zu denen der Hemipteren, Orthopteren und Coleopteren bisher wenig untersucht worden. Die ausgedehnten Vererbungsexperimente mit *Drosophila*, die Morgan und seine Schule seit einer Reihe von Jahren im Gange haben, ließen ein genaues Studium der cytologischen Grundlage als wünschenswert erscheinen. Metz, ein Schüler Morgans, untersuchte zunächst vergleichend die Chromosomengarnituren von 26 Arten der sehr formenreichen Gattung *Drosophila*, von 2 Arten der nahe verwandten Gattung *Scaptomyza* und von 1 Art — der einzigen bisher bekannten — der Gattung *Cladochaeta*. Bei diesen 29 Drosophiliden stellte er 12 verschiedene Typen von Chromosomengarnituren (außer einigen Untertypen) fest, von denen 11 in der Gattung *Drosophila* vorkommen. Der Typ mit der geringsten Chromosomenzahl weist 3 Paare auf — überhaupt die geringste, bisher bei höheren Fliegen beobachtete Zahl —, die Typen mit der größten 6 Paare. Es lassen sich 5 Formen von Chromosomen unterscheiden: große, V-, U- oder hantelförmig gestaltete Chromosomen, ungefähr halb so große stabförmige, gerade Elemente, dann kurze, gekrümmte und sehr kleine, kugelförmige Elemente sowie die Geschlechtschromosomen. Typ A, die am häufigsten vorkommende Garnitur, findet sich bei 12 *Drosophila*-Arten und bei 1 *Scaptomyza*-Art; er besteht aus 4 Paaren: 2 Paar hantelförmigen, 1 Paar kugeligen und 1 Paar Geschlechtschromosomen. Die Geschlechtschromosomen sind kurze, gerade Elemente, beim Männchen ist das eine etwas kleiner als das andere. Typ B, bisher nur bei 1 *Drosophila*-Art beobachtet, zeigt 3 Chromosomenpaare: 2 Paar hantelförmige Chromosomen, von denen 1 Paar sich durch besondere Größe auszeichnet, 1 Paar ähnlich wie beim Typ A gestaltete Geschlechtschromosomen. 6 Chromosomenpaare finden sich bei 3 Typen, von denen die Typen F und I besonderes Interesse verdienen. Typ F, die zweithäufigste Garnitur, ist für 6 *Drosophila*-Arten charakteristisch. Außer 1 Paar kleiner, kugeliger Chromosomen sind 5 Paar größere, gerade vorhanden, von denen 1 Paar die Geschlechtschromosomen sind. Typ I unterscheidet sich von F nur durch die Geschlechtschromosomen; während diese bei F kurze, gerade, auch beim Männchen morphologisch kaum differente Elemente sind, sind sie bei I im weiblichen Geschlecht beide hufeisenförmig, im männlichen ist ein hufeisenförmiges und ein kurzes, gerades vorhanden. Die Chromosomengarnitur I besitzt nur *Drosophila repleta*, jedoch auch nur eine »Varietät« dieser Spezies, die andern Individuen gehören zum Typus F. Die Existenz dieser beiden »Varietäten« von *Drosophila repleta* ist um so auffälliger, als sich beide nicht kreuzen lassen, obwohl beide Formen morphologisch kaum zu unterscheiden sind.

Zu den Vererbungsexperimenten wurde bisher fast ausschließlich die zum Typus A gehörige *Drosophila ampelophila* benutzt. Entsprechend den 4 Paaren von Chromo-

somen fanden Morgan und seine Schüler 4 Gruppen von unabhängig voneinander mendelnden Erbfaktoren, und entsprechend der Größe der einzelnen Paare sind drei große und eine kleine Faktorengruppe — letztere lokalisiert in den kleinen, kugeligen Chromosomen — vorhanden. Die Faktoren für die geschlechtsgebundenen Eigenschaften bilden eine Gruppe und sind in den Geschlechtschromosomen lokalisiert. Neuerdings haben Morgan und seine Schüler ihre Vererbungsexperimente auf *Drosophila repleta* ausgedehnt. Ist die von Morgan vertretene Chromosomentheorie der Vererbung richtig, so müssen sich bei dieser Spezies 6 selbständig mendelnde Faktorengruppen nachweisen lassen. Eine zum Typus B gehörige Spezies kann hingegen nur 3 Gruppen besitzen.

In seiner ersten Mitteilung versuchte Metz, die verschiedenen Typen in eine phylogenetische Reihe zu bringen, die Fortsetzung seiner Untersuchungen führte ihn jedoch zu dem Resultat, daß derartige Versuche vorläufig verfrüht sind.

In der zweiten Studie wird die bereits von Miß Stevens — sie untersuchte als erste die Chromosomenverhältnisse mehrerer Dipteren — beobachtete Erscheinung behandelt, daß bei den Dipteren die Chromosomen in den somatischen wie in den generativen Zellen eine paarweise Anordnung zeigen. Jüngst ist diese Erscheinung von Miß Taylor und Lomen für *Culex* genauer beschrieben worden. Diese führen beide die paarweise Anordnung der Chromosomen nicht auf eine Vereinigung von je zwei Chromosomen zurück, sondern auf eine vorzeitige Spaltung der Mutterchromosomen in je zwei Tochterchromosomen; bereits in der Anaphase soll sich jedes Chromosom spalten, im Ruhekern sollen die beiden Spalthälften selbständig, aber in enger Verbindung bleiben, um dann bei der nächsten Teilung in der Metaphase auseinanderzuweichen. Die somatischen Zellen von *Culex* enthalten nach ihrer Ansicht ebenso wie die Geschlechtszellen die haploide Chromosomenzahl.

Diesen Anschauungen tritt Metz entgegen. Er untersuchte das Verhalten der Chromosomen bei ca. 80 Dipterenspecies (35 Genera, 15 Familien, von den niedersten bis zu den höchsten). Für alle ist die paarweise Anordnung der Chromosomen, und zwar in allen Zellen und auf allen Stadien der Entwicklung, charakteristisch; es wurden z. B. untersucht: embryonales Gehirn, Augen, Malpighische Gefäße, Flügelanlagen, Hoden, Ovarien, verschiedene Stücke einzelner Gewebe von Larven und Puppen auf verschiedenen Stadien, Schnitte durch ganze Embryonen.

Metz betrachtet die somatischen Zellen der Dipteren und die Geschlechtszellen vor den Reifungsteilungen als diploid. Die Paare sind nicht Tochterchromosomen, sondern homologe Elemente, d. h. die einander entsprechenden väterlichen und mütterlichen Chromosomen sind assoziiert. Daß die Ansicht von Taylor und Lomen unrichtig ist, beweisen die folgenden Beobachtungen: 1. Die Zahl der Chromosomenpaare in den somatischen Zellen ist gleich der Zahl der einzelnen Chromosomen in den reifen Geschlechtszellen. Durch die Befruchtung entsteht eine diploide Gruppe, in der die Elemente zweier haploider Gruppen paarweise assoziiert sind. Ein Eliminationsprozeß, durch den die Hälfte der Chromosomen ausgestoßen und so die diploide Gruppe nach der Befruchtung wieder in eine haploide umgewandelt wird, findet, soweit bekannt, nicht statt. Ebensowenig lassen sich Tatsachen anführen, die eine paarweise Verschmelzung der Chromosomen nach der Befruchtung wahrscheinlich machen. 2. Wenn die diploide Gruppe nicht aus Paaren bestände, sondern aus univalenten Doppelchromosomen, so müßten die Elemente eines Paares in der Metaphase bei polarer Aufsicht übereinander liegen, und in der frühen Anaphase müßten Einzelchromosomen an die Pole wandern. Beides ist nicht der Fall; die beiden Elemente eines Paares liegen nebeneinander, beide spalten sich längs und wandern paarweise an die Pole. 3. Ein weiterer Beweis für die diploide Natur der Paare sind die im männlichen Geschlecht bei vielen

Species differenten Geschlechtschromosomen: das X-Chromosom ist häufig doppelt so groß wie das Y-Chromosom.

Die paarweise Gruppierung der Chromosomen geht wahrscheinlich bereits während der Befruchtung und vor der ersten Furchungsteilung vor sich. In den frühesten beobachteten Stadien (Bildung des Blastoderms nach der Wanderung der Furchungskerne an die Oberfläche) war sie bereits erfolgt. Auch in den Ruhekernen bleiben die Paare anscheinend vereinigt. In den frühesten und den spätesten Stadien der Teilung ist die Vereinigung am innigsten. In der frühen Prophase beobachtet man regelmäßig Erscheinungen, die stark an die synaptischen Phänomene, wie sie für die reifenden Geschlechtszellen charakteristisch sind, erinnern. Am lockersten sind die Paare in der Metaphase vereinigt, doch kommen größere Dislokationen im allgemeinen nur gelegentlich vor. Hin und wieder wurden tetraploide (oder multiploide) Gruppen gefunden; homologe und Tochterchromosomen lassen sich in diesen nicht unterscheiden.

April 1917. **Nachtsheim** (München).

Mohr, Otto L. Mikroskopische Untersuchungen zu Experimenten über den Einfluß der Radiumstrahlen und der Kältewirkung auf die Chromatinreifung und das Heterochromosom bei *Decticus verrucci-vorus* (♂). Arch. f. mikr. Anat. Bd. XCII, I. 1919. S. 300—368.

Der Verf. geht von der Frage aus: Wäre es möglich, durch äußere Faktoren das Chromosomenbild der Geschlechtszellen zu verändern? Bekannt ist, daß Radium die Geschlechtszellen beeinflußt und zwar namentlich die Teilungsstadien. Die Reifungszellen müßten wohl für die Strahlenwirkung exquisit sensibel sein. Sind Geschlechtschromosomen vorhanden, so könnte sich zeigen, daß sie für die Strahlenwirkung empfindlicher sind, als die Autosomen und es wäre denkbar, daß bei schwacher Dosierung der Strahlen nur das Heterochromosom zugrunde ginge und lauter Männchen entstehen würden.

Drei Männchen von der Locustide *Decticus* werden der Strahlenwirkung verschieden lang ausgesetzt und die Hoden hierauf geschnitten. Es ergibt sich, daß die Zellteilungsstadien keine besondere Sensibilität besitzen. Erst bei wiederholter Bestrahlung werden die Spermatogonien und die Spermatocyten vom Bukett an geschädigt. Ganz außerordentlich empfindlich aber sind die jüngsten Spermatocyten bis zum Leptotän und Diplotän. Sie verfallen einer pyknotischen Degeneration. Nur bei stärkerer Bestrahlung zeigt sich eine Wirkung an den Reifungsteilungen und zwar in Unregelmäßigkeiten in der Chromosomenverteilung. Es entstehen hypo- und hyperchromatische Spermien. Das Heterochromosom verhält sich genau wie die Autosomen und zeigt auch dieselben Störungen bei der Äquationsteilung, d. h. es geht ausnahmsweise ungeteilt in eine Spermatide. Das muß zu Embryonen führen mit 3 X-Chromosomen. Da dadurch mehr Spermatiden ohne X-Chromosom entstehen, so ergäbe sich ein Männchenüberschuß, wenn der Fall häufiger wäre.

Um die Frage zu untersuchen, ob die elektive Störung eines bestimmten Entwicklungsstadiums der Geschlechtszellen für die Radiumbestrahlung spezifisch ist oder ob im allgemeinen diese Entwicklungsstufe für äußere Faktoren empfindlich ist, machte der Verfasser noch Kälteexperimente. Diese wirken im selben Sinne wie die Radiumbestrahlung, genau dieselben Stadien zeigen Degeneration, doch schwächere. Die Reifungsteilungen bleiben normal. **J. Seiler** (Berlin).

Studien über den Dimorphismus der männlichen Geschlechtselemente bei den Prosobranchia.

II. Die Spermatogenese von Cerithium vulgatum L.

Von

S. Kuschakewitsch.

(Zoologisches Laboratorium der Universität Kiew.)

Mit Tafel XVI—XIX und 7 Textfiguren.

Material und Untersuchungsmethoden.

Das Material für die vorliegende Untersuchung wurde hauptsächlich von mir selbst auf der Zoologischen Station Neapel im Frühjahr (April und Mai) der Jahre 1909 und 1910 gewonnen. Da ich aber nachträglich mit andern Methoden konserviertes Ergänzungsmaterial brauchte, so bat ich meinen Freund Dr. F. Baltzer, der zu dieser Zeit (Frühjahr 1913) in Neapel weilte, mir in dieser Hinsicht behilflich zu sein. Für den mir so bereitwillig geleisteten Beistand spreche ich ihm meinen verbindlichen Dank aus. Ebenso bin ich der Administration der Zoologischen Station Neapel für die liebenswürdige Erlaubnis, bei dieser Gelegenheit Material und Reagentien zu benützen, sehr dankbar.

Für das Fixieren habe ich die folgenden Flüssigkeiten verwandt: 1. Hermann, stark oder halb verdünnt. Resultate insofern mangelhaft, als gewöhnlich eine bedeutende Kontraktion des Zellkörpers stattfindet. 2. Flemming stark oder halb verdünnt. Lieferte gute mikroskopische Bilder, fixierte befriedigend die Sphärosomen, die Plastosomen dagegen nur ausnahmsweise. 3. Carnoy. Das Gemisch hat sich in diesem Fall als sehr nützlich erwiesen. Die Plastosomen und in der Regel auch die Sphärosomen werden gänzlich aufgelöst, die chromatischen Figuren dagegen sehr schön erhalten. Die bedeutende Schrumpfung des Zelleibes vollzieht sich gewöhnlich gleichmäßig, so daß die mikroskopischen Bilder dadurch nicht beeinträchtigt werden. 4. 1% OsO_4 ($^1/_2$—1 St. lang) und nachträgliche Behandlung mit 10% Pyrogallolsäure (nach Bolles Lee,

s. Fauré-Frémiet 1910, S. 503). Die Konservierung der Zellen ist ausgezeichnet, die Kontraktion der Elemente minimal. Die Plastosomen und Sphärosomen werden vortrefflich erhalten und durch eine nachträgliche Färbung mit E.H. scharf hervorgehoben. Eine Vorbehandlung der Schnitte mit einer schwachen Lösung von H_2O_2 hat sich für die Färbbarkeit dieser Bestandteile höchst günstig erwiesen. Das Chromatin läßt sich dagegen nach der Anwendung der Leeschen Fixierungsmethode nur während der Mitose scharf genug färben.

Bei dem Einbetten in Paraffin verwandte ich als Vorharz Chloroform. Die Dicke der Schnitte schwankte zwischen 10 und 2 μ.

Für die Färbung der Schnitte verwandte ich besonders häufig 1. Eisenhämatoxylin nach M. Heidenhain, teilweise mit einer darauffolgenden Nachfärbung mit Lichtgrün, Kongocorynt, S-Fuchsin oder Eosin. 2. Carminfärbungen, hauptsächlich Carmalaun, Nachfärbung mit Bleu de Lyon. 3. Dreifache Färbung nach Flemming (nach Fixierung mit dessen Mischung) 4. Dreifache Färbung nach Biondi (beim Fixieren nach Carnoy). 5. Delafieldsches Hämatoxylin, Nachfärbung mit Eosin. 6. Magenta-Pikroindigocarmin (nach der Flemmingschen Flüssigkeit).

Es wurden noch viele andere Fixierungs- und Färbungsmethoden probiert, die aber entweder nur mangelhafte Resultate ergaben oder sich als überflüssig erwiesen. Es sei hier z. B. erwähnt, daß die Bendasche bzw. Mevessche Methode zur Darstellung der Plastosomen bei meinem jetzigen Objekte vollständig versagten.

Die Entwicklung der Samenkörper.

Das Keimepithel.

Das Keimepithel (Fig. 1) der Samenschläuche, das von außen durch eine ziemlich beträchtliche, bindegewebige, faserige Hülle mit zerstreut darin liegenden länglichen, chromatinarmen Kernen (*Eg*) bekleidet wird, präsentiert sich als eine dünne Schicht, die aus folgenden Elementen besteht: 1. Kleine Zellen (*Sg*), die stellenweise auch hügelartige Anhäufungen bilden können und als Spermatogonien aufzufassen sind. 2. Größere Elemente (*Sc* 1) — junge Spermatocyten 1. Ordnung. 3. Ebenfalls beträchtliche Zellen (*Nz*), die als Nährzellen gelten dürfen. Zwischen der 1. und der 3. Kategorie dieser Elemente sind alle Übergänge zu beobachten, so daß in unsrem Falle die Nährzellen zweifelsohne aus Spermatogonien entstehen können. Sogenannte »indifferente« Zellen waren bei erwachsenen Cerithien nicht zu beobachten (vgl. meine Arbeit von 1913, S. 278—279).

Die Nährzellen sind an ihrem chromatinärmeren Kerne mit netzförmigem Gerüst leicht zu erkennen. Durch die Biondi-Färbung lassen sich dabei gewöhnlich nur schwache Spuren von Basichromatin nachweisen.

Die Nucleolen (zwei in den definitiven Nährzellen, Fig. 2, eine in den vor kurzem gebildeten, Fig. 1 *Nz*) sowie das im Kerne ausgebreitete Netz nehmen einen rötlichen Ton an.

Im Plasma der Nährzellen sind folgende Bestandteile nachweisbar. a) Kleine siderophile Körnchen, die in großer Zahl vorhanden sein können und bald zusammengedrängt, bald etwas zerstreut liegen können. Ob es sich um multiple Centriolen handelt, läßt sich nicht entscheiden. Nach der Behandlung mit der Osmium-Pyrogallolmethode lassen sich ferner b) die Plastosomen darstellen, die in Form von kurzen, an einer Stelle gesammelten Chondriomiten bzw. Mitochondrien auftreten (Fig. 3). Irgendwo in der Nähe kann man in günstigen Fällen auch c) eine Anzahl von kurzen, gebogenen Stäbchen sehen, die wahrscheinlich den Sphärosomen entsprechen (Fig. 3).

Hier und da, wenn auch selten, werden Teilungsstadien getroffen (Fig. 4—8). Der Größe der in Teilung begriffenen Elemente nach zu urteilen, behalten auch die erwachsenen Nährzellen die Fähigkeit, sich mitotisch zu vermehren, was z. B. bei *Vermetus* nicht der Fall ist.

Die Vermehrung der Spermatogonien.

Die Spermatogonien sind kleine, immer an der Peripherie des Samenschlauchlumens sich befindende Elemente. Vergleicht man viele in Teilung begriffene Spermatogonien auf dem Stadium der Äquatorialplatte untereinander, so überzeugt man sich, wie deren Größe variiert. Augenscheinlich handelt es sich um verschiedene aufeinander folgende Generationen, die aber nicht näher zu bestimmen sind. Allerdings läßt sich annehmen, daß die größeren Spermatogonien älteren, die kleineren jüngeren Generationen angehören. Wenigstens werden beträchtliche Gruppen von synchronisch sich teilenden Spermatogonien aus kleinen Elementen zusammengesetzt. Sonst lassen sich aber keine Unterschiede an den ruhenden sowie in Teilung begriffenen Spermatogonien verschiedener Generationen bemerken.

Im Kerne der ruhenden Spermatogonien (Fig. 9 und 10) konnte ich nie das Stadium des zerstäubten Chromatins auffinden. Außer dem Nucleolus von veränderlicher Größe sind einzelne, kurze, stark geschlängelte Fäden sichtbar, deren verschiedenartig gerichtete Abschnitte bei

oberflächlicherer Betrachtung leicht den Eindruck von Verdickungen oder Körnchen machen können. Die Zahl dieser chromatischen Elemente läßt sich nicht feststellen.

Die herannahende Mitose wird in den Spermatogonien dadurch gekennzeichnet, daß die obengenannten Chromatinfädchen kürzer und dicker werden (Fig. 11). Dann verwandeln sie sich in unregelmäßige Blöcke, die die Kernperipherie einnehmen und untereinander durch dünne, chromatische Züge verbunden sind (Fig. 12). Auch jetzt ist es unmöglich, diese Elemente zu zählen, doch scheint es so gut wie sicher zu sein, daß ihrer weniger als zwanzig sind. Sie können also nicht ohne weiteres für Prochromosomen gelten, da die Zahl der Chromosomen der ungespaltenen Äquatorialplatte etwa 30 beträgt (Fig. 13). Der weitere Verlauf der Spermatogonienteilung, deren feinere Einzelheiten sich wegen der Kleinheit der Elemente nicht weiter analysieren lassen, wird durch die Fig. 14 bis 23 veranschaulicht.

Über das Verhalten der Plasmabestandteile habe ich folgendes zu berichten. In den ruhenden Spermatogonien ist ein Idiozom, von einer Sphärotheca bedeckt, an der Stelle der maximalen Plasmaanhäufung zu finden (Fig. 9). Die Anwesenheit eines Centriols in seinem Inneren konnte ich nicht nachweisen. In der Nähe, aber etwas abseits davon, findet sich eine Anhäufung von Mitochondrien. Während der Teilung ist weder das Idiozom noch die Sphärotheca zu sehen. Dagegen treten manchmal auf verschiedenen Stadien der Mitose kurze Stäbchen im Plasma auf (Fig. 15), die sich zwischen den beiden Tochterzellen zu verteilen scheinen (Fig. 19). Nach der Analogie mit den Erscheinungen, die während der Reifeteilungen der Spermatocyten zu beobachten sind, ist wohl anzunehmen, es handle sich hier um Sphärosomen, die von der ursprünglichen Sphärotheca des Centralapparates stammen.

Während der Teilung erscheinen die Plastosomen in Form von langen Fäden (Plastokonten), die wahrscheinlich in der Regel der Quere nach halbiert und auf die beiden Tochterzellen verteilt werden (Fig. 16, 18, 20).

Während sich die Kerne zu den noch durch eine »Koppel« verbundenen Tochterzellen rekonstruieren, ist in den Plasmabereichen, die der ehemaligen Äquatorialgegend der Mutterzelle entsprechen, bisweilen je ein Körperchen zu sehen (Fig. 21, 23), das sichtbar größer ist als die gewöhnlich gleichzeitig nachweisbaren Centriole. Über die vermutliche Natur dieser Gebilde werde ich mich später aussprechen.

Die typische Reihe (Fig. 24—112; 150—157).

Die Wachstums- und Reifungsperiode (Fig. 24—98).

Wie auch sonst, lassen sich die soeben gebildeten Spermatocyten 1. Ordnung in nichts von den ruhenden Spermatogonien unterscheiden (Fig. 9, 10). Die Wachstumsperiode wird durch die Vergrößerung des Zellkörpers und des Kernes eingeleitet (Fig. 24—26). Zunächst werde ich von den Umwandlungen des Sphärosoms sowie der Plastosomen absehen, um diese am Ende des Abschnittes zu behandeln.

Die gewundenen, fadenförmigen, chromatischen Elemente des Kernes verlängern sich beträchtlich und werden dabei merklich dünner (Fig. 24 bis 26). Das Bild des Kerninneren wird dabei so verwickelt, daß es nunmehr unmöglich ist zu entscheiden, ob diese Elemente ihre Selbständigkeit bewahren, oder einen einzigen vielfach zusammengelegten Faden bilden (leptotenes Stadium). Auf den ersten Stadien der Wachstumsperiode sind manchmal zwei Nucleoli (Fig. 24), auf den späteren immer nur einer zu sehen. Nach Biondi werden diese Gebilde deutlich rot gefärbt, sind also als Plastinnucleoli zu betrachten.

Bald wird die maximale Größe von der Spermatocyte erreicht, wobei die Kernplasmarelation sich augenscheinlich zugunsten des Plasmas verschiebt (Fig. 28). Das Kerninnere ist von einem nicht mehr geschlängelten Faden (bzw. einer Anzahl solcher) in allen Richtungen durchzogen. Stellenweise ist ein paralleler Verlauf von zwei benachbarten Abschnitten des Chromatinfadens nicht zu verkennen (Fig. 28). Auf dem nächsten Stadium (Fig. 30, 31) erscheint das chromatische Fadenwerk deutlich segmentiert, wobei eine paarweise »parallele« Anordnung der Segmente zutage tritt. Es ist dabei zu bemerken, daß zwischen den beiden »parallelen« Segmenten auf diesem Stadium immer eine beträchtliche Entfernung besteht, wie man sich in zweifelhaften Fällen durch das Betasten des Kernes mittels der Mikrometerschraube überzeugen kann.

Später (Fig. 33, 34) sieht man die Nachbarfäden jedes Paares näher aneinander treten und sich streckenweise fast berühren. Zugleich fangen zuerst einzelne Paare an, sich gegenseitig zu umflechten (Fig. 33), dann breitet sich dieser Vorgang auf alle Doppelelemente aus, wobei diese eine deutliche Orientierung in der Richtung der Längsachse der Zelle aufweisen (Fig. 34). So wird allmählich das Bouquetstadium vorbereitet.

Dieses Stadium ist in ausgebildetem Zustand in Fig. 35 abgebildet. Die freien Enden der Chromatinschleifen sind, wie gewöhnlich, zur Stelle der maximalen Plasmaanhäufung gerichtet. Bei aufmerksamer Betrachtung ist ihre Zusammensetzung aus zwei dicht zusammengeflochtenen

Fäden leicht zu erkennen, wie es unlängst von Lee (1911) und von Demoll (1912) für die Spermatocyten von *Helix* beschrieben wurde. Wie der belgische Forscher, konnte auch ich beträchtliche Unterschiede in der Länge der einzelnen Schleifen konstatieren.

Ein acidophiler Nucleolus ist meistens noch vorhanden, fehlt aber in einigen Fällen, sowie auf den nächsten Stadien.

Indem die Chromatinelemente ihre Orientierung noch teilweise behalten, wird der innige Verband zwischen den beiden gepaarten Segmenten gelöst, das Stadium der Diakinese tritt auf. Die Chromatinelemente werden kürzer und entsprechend dicker, weisen aber eine Zeitlang die Form von sanften Spiralen auf; an ihrer Oberfläche werden dornartige Auswüchse sichtbar (Fig. 37, 38). Bald darauf (Fig. 39—41) nehmen sie allmählich die Form glatter Chromatinstäbchen an, die, paarweise gruppiert, zum Teil ihren Partnern gegenüber parallel verlaufen, zum Teil mit ihnen X-förmige Komplexe bilden.

Ich mache hier auf die Fig. 41 aufmerksam. Man sieht im Plasma der Spermatocyte, nicht weit von der Kernmembran, ein kleines längliches Körperchen, dessen Herkunft ich mit Sicherheit nicht feststellen konnte. Bei der Anwendung der Biondi-Färbung wird es rot tingiert, allerdings in einigen Fällen mit einem unverkennbaren Stich ins Grüne. Besonders gut läßt sich das Vorhandensein dieses Gebildes auf Präparaten nachweisen, die nach Carnoy fixiert waren.

Die Fig. 43—45 veranschaulichen die weitere Ausbildung der Chromosomen der ersten Reifeteilung. Die Chromatinelemente werden zu kurzen dicken Stäbchen, die immer zu zwei vereinigt, entweder nur durch einen schmalen Spalt getrennt parallel verlaufen, oder V-förmige Pärchen bilden. Auf der Fig. 45 ist wieder der kleine chromatische Körper zu sehen, von dem ein langer Faden zur Kernmembran zieht.

Das Kernvolumen wird beträchtlich kleiner (Fig. 46, Äquatorialschnitt), dann löst sich die Kernmembran und die Chromosomen liegen nun frei im Plasma (Fig. 50). Seltener sieht man dabei Paare von parallelen Stäbchen, meistens V-förmige Doppelchromosomen, unter ihnen viele, deren Schenkel annähernd einen Winkel von 180° bilden. Endlich sind auch Chromosomen zu finden, deren Doppelnatur nicht mehr nachzuweisen ist. Ein sorgfältiges Studium vieler solcher Bilder hat es für mich höchst wahrscheinlich gemacht, daß folgender Vorgang hier stattfindet: Ursprünglich nebeneinander (parallel) gelegene Elemente werden nacheinander (serial) angeordnet. Die ausgebildeten stäbchenförmigen »Chromosomen« (eigentlich Doppelchromosomen), deren doppelte Natur gar nicht mehr nachzuweisen ist, lassen sich also, meiner Auffassung gemäß,

der Quere nach in zwei Hälften zerlegen, die den beiden parallel verlaufenden Fäden der früheren Stadien entsprechen.

Die fertigen »Chromosomen« bilden eine Zeitlang eine dichte Anhäufung in der Mitte der Zelle. Dabei läßt sich in günstigen Fällen das chromatische Körperchen irgendwo abseits entdecken (Fig. 51). Bald darauf ordnen sich die Chromosomen zu einer Äquatorialplatte (Fig. 52 bis 55). Auf diesem Stadium sind schon chromatoide Körperchen zu finden, die mit einem der Chromosomen durch eine Faser verbunden sind (Fig. 53). Dicht vor dem Beginn der Metaphase sind die »Chromosomen« parallel der Spindelachse orientiert (Fig. 54).

Die Metaphase ist auf den Fig. 56—60 abgebildet. Es findet dabei eine Durchschnürung der Chromosomen in der Äquatorialebene statt, wobei hantelförmige Figuren zutage treten. Dieses Stadium scheint von längerer Dauer zu sein, da entsprechende Bilder sehr häufig getroffen werden. In erster Linie sind die Verhältnisse des chromatoiden Körperchens hervorzuheben. Zuerst liegt es gewöhnlich genau in der Äquatorialebene, in einiger Entfernung von der Spindelfigur (Fig. 57). Dann sieht man es irg ndwo einem der Spindelpole genähert. Dabei erscheint es mit einem Chromosomen durch einen deutlichen Faden verbunden (Fig. 58). Bald geht aber diese Verbindung verloren, dafür aber zieht eine deutliche Faser vom Centriol zum chromatoiden Körperchen (Fig. 59, 60).

Auf der Fig. 63 ist die Anaphase der ersten Reifeteilung abgebildet. Es ist dabei auf die häufig vorkommende verspätete Teilung eines »Chromosoms« hinzuweisen.

Das Stadium der Tochterplatten ist das einzige, wo man die Chromosomenzahl mit Sicherheit bestimmen kann. Es wurden viele entsprechende Zählungen an solchen Zellen ausgeführt, deren beide Tochterplatten in einem dickeren Schnitte liegen und deren Teilungsfigur sich in Polansicht präsentiert. Zwei Tochterplatten, die einer solchen Zelle angehören, sind auf der Fig. 64 *a* und 64 *b* zu sehen. Jede enthält 16 Chromosomen. In der Nähe einer von ihnen liegt ein doppeltes chromatoides Körperchen, mit einem Chromosom durch eine dünne Faser verbunden (Fig. 64 *a*). Eine Spermatocyte auf demselben Stadium ist in Seitenansicht auf der Fig. 65 dargestellt. Ein einfaches, frei liegendes chromatoides Körperchen ist unweit einer der Tochterplatten sichtbar.

Nach dem Stadium der Tochterplatten rücken die Chromosomen dicht zusammen, die Durchschnürung des Zelleibes fängt an (Fig. 67—70). Das chromatoide Körperchen geht in eine der beiden Tochterzellen (Spermatocyte 2. Ordnung) über. Auf den Fig. 71 und 72 ist die Zellteilung vollendet. Die Fig. 73 und 74 veranschaulichen die beginnende Rekonstruk-

tion der Toehterkerne. Zuerst sieht man im Inneren des wiederhergestellten kleinen Kernbläschens gröbere, längere Chromatinkörper mit dornigen Auswüchsen (Fig. 73). Dann zerfallen diese in eine größere Zahl von kleineren Elementen (die Chromosomen, Fig. 74). Das ehromatoide Körperehen liegt im Plasma und ist stets nur in einer der beiden durch einen Spindelrest verbundenen Spermatoeyten 2. Ordnung vorhanden.

Der Umfang des Kernes nimmt bedeutend zu (Fig. 75, 76), die Chromosomen erseheinen in manehen Fällen deutlieh der Länge naeh gespalten (Fig. 77). Im Plasma erseheinen zwei Centriolen, von denen Fasern zum Kerne ausstrahlen (Fig. 78). Dann wird die Kernmembran aufgelöst, der Chromosomenhaufen liegt mitten im Plasma, die in Bildung begriffene Teilungsspindel findet sich daneben (Fig. 79).

Die ausgebildete Äquatorialplatte ist auf den Fig. 80—84 in Seitenansieht, auf der Fig. 85 in Polansieht zu sehen. Im letzteren Falle scheint sie unregelmäßig ringförmig zu sein, da die Chromosomen die Peripherie der Teilungsfigur einnehmen. Das chromatoide Körperehen scheint bald frei in der Nähe der Äquatorialplatte zu liegen (Fig. 85), bald ist es mit einem Chromosom (Fig. 80) bzw. einer der Centriolen (Fig. 82), oder mit beiden (Fig. 81) mittels eines Fädehens verbunden. Die feineren Vorgänge in den Chromosomen lassen sich nicht beobaehten. In der Metaphase treten dieselben biskuit- bzw. hantelförmigen Paare von Toehterehromosomen auf, wie bei der ersten Reifeteilung (Fig. 86).

Die Anaphase der zweiten Reifeteilung ist durch die Fig. 87—90 illustriert. Wie die Fig. 89 und 90 zeigen, wo die Aehse der Teilungsfigur nieht ganz horizontal verläuft, bleibt die Anordnung der Chromosomen in den Toehterplatten eine ring- bzw. halbringförmige. Das ehromatoide Körperehen ist bald irgendwo in der Äquatorialgegend (Fig. 89), bald in der Nähe einer der Tochterplatten (Fig. 90) oder eines der Pole (Fig. 87) zu treffen. In den letzteren Fällen ist es häufig mit einem der Chromosomen (Fig. 91) oder mit der Centriole (Fig. 87) verbunden. Telophasen sind auf den Fig. 93 und 94 abgebildet. Auf der letzteren ist das ehromatoide Körperehen in der Nähe eines der beiden Chromosomenhäufehen zu finden. Auf den Fig. 95 und 96 ist die Zellteilung soeben vollzogen, die Kerne präsentieren sieh als Chromatinballen, in denen keine feinere Struktur zu unterseheiden ist. Ein ehromatoides Körperehen ist regelmäßig nur in einer der beiden durch eine »Zellkoppel« verbundenen Spermatiden nachzuweisen (Fig. 95). Etwa in der Hälfte der Fälle tritt bei der zweiten Reifeteilung das chromatoide Körperehen überhaupt nicht auf, was auch begreiflieh ist, da nur je eine der beiden Schwesterspermatoeyten 2. Ordnung ein soleh.es besaß.

Die Statosphäre[1]). In den ruhenden kleineren Spermatocyten 1. Ordnung erscheint der Centralapparat (nach Behandlung mit Osmiumgemischen und Färbung mit E.H.) in Form eines runden, grau gefärbten und beinahe homogenen Idiozoms, welches von einer schwarzen Kapsel (Sphärotheca) umgeben ist (Fig. 24, 25). Die letztere erscheint im optischen Schnitte ringförmig. Auf diesen Stadien gelingt es nicht, mit der obigen Methode die Centriole im Inneren des Idiozoms nachzuweisen, wohl aber im Material, welches mit Carnoy fixiert war.

Die Statosphäre macht keine typischen, gesetzmäßigen Veränderungen während der Wachstumsperiode durch. Manchmal erscheint sie noch auf dem Stadium der Diakinese in ihrer ursprünglichen Form, d. h. mit einer ununterbrochenen Sphärotheca (Fig. 37). Gewöhnlich aber zerfällt diese schon viel früher in einzelne Sphärosomen, welche öfters in Form von Kalotten die ganze Oberfläche des kugeligen Idiozoms zu bekleiden scheinen (Fig. 32, 36; auf den Abbildungen ist der äquatoriale, optische Schnitt durch die Statosphäre dargestellt). In andern Fällen kommen zwischen den Sphärosomenrändern unbedeckte Strecken der Idiozomoberfläche zum Vorschein (Fig. 28, 29). Meistens aber erscheint das nunmehr unregelmäßige Idiozom größtenteils nackt; nur kleinere Vorsprünge desselben werden von kalottenartigen Sphärosomen bedeckt (Fig. 31, 35). Es ist zu bemerken, daß im letzteren Fall die Sphärosomen die Neigung zeigen, sich um das Idiozom herum in einer Ebene anzuordnen, die zur Hauptachse der Spermatocyte senkrecht ist. Bei geeigneter Färbung sind zwei Centriolen im Inneren des Idiozoms auf allen Stadien der Wachstumsperiode zu entdecken (Fig. 31, 33, 35, 43).

Manchmal erscheint das Sphärosom in zwei (Fig. 34) oder mehrere Teile zerfallen. In seltenen Fällen scheinen die Sphärosomen auch in jüngeren Auxocyten die Form von kleinen Stäbchen anzunehmen (Fig. 26).

Auch auf den letzten Stadien der Chromosomenausbildung bleibt die Statosphäre erhalten, solange die Kernmembran persistiert (Fig. 43, 49).

Wenn die Äquatorialplatte der ersten Reifeteilung ausgebildet ist, sind die Centriolen an den Spindelpolen sichtbar, vom Idiozom ist aber meistens nichts zu entdecken. Die Sphärosomen erscheinen in günstigen Fällen als eine Gruppe von kleinen Stäbchen, welche unweit von der Äquatorialebene frei im Plasma liegen (Fig. 54). Da jetzt die stäbchenförmigen Sphärosomen zahlreicher als die früheren kalottenförmigen sind,

[1]) Wegen der in diesem Abschnitte benützten Nomenklatur siehe meine vorhergehende Arbeit (1913), besonders das Kapitel: Der Nebenkern der Pulmonaten und seine Homologa.

so ist wohl anzunehmen, daß die letzteren in kleinere und dabei mehr lineare Elemente zerfallen.

Ich möchte dabei aber hervorheben, daß ich, obgleich viel seltener, mitunter auf dem Stadium der Äquatorialplatte im Plasma zwei oder drei größere Idiozomreste von einer Sphäroteca umgeben fand (Fig. 55).

Auf den späteren Stadien der Caryokinese sind Ansammlungen von kleinen stäbchenförmigen Sphärosomen an den Polen der Teilungsfigur zu entdecken (Fig. 67). In vielen Fällen liegen diese Elemente im Plasma zerstreut (Fig. 69).

In den soeben entstandenen Spermatocyten 2. Ordnung behalten die Sphärosomen ihre Stäbchenform und sind bald locker gruppiert, bald sind sie regellos verteilt (Fig. 71, 73). Nachdem die Kerne herangewachsen sind, findet man gewöhnlich in den Spermatocyten dichtere Gruppen von einzelnen Elementen, die jetzt bogenförmig erscheinen (Fig. 75, untere Zelle, Fig. 76, 77). In Wirklichkeit handelt es sich, soviel ich mich überzeugen konnte, um Gebilde, welche die Form von intermedionalen Abschnitten einer hohlen Kugel haben. Seltener ist statt dessen ein Idiozom mit einer Sphärotheca zu entdecken (Fig. 75, obere Zelle). Ob auch ein Centriol darin steckt, konnte ich nicht entscheiden. So sehen wir, daß während der Interkinese die (vielleicht unvollständige) Rekonstruktion der Statosphäre stattfindet.

Während der Stadien der Äquatorialplatte, der Meta- und Anaphase der zweiten Reifeteilung sieht man meistens eine Gruppe von einzelnen bogenförmigen Sphärosomen irgendwo im Plasma liegen (Fig. 88). Seltener bleibt noch das Idiozom mit der Sphärotheca erhalten (Fig. 84). Später sind regelmäßig nur stäbchenförmige Sphärosomen in den Polgegenden zerstreut (Fig. 93). Solange die Schwesterspermatiden durch eine Zellkoppel vereinigt sind, läßt sich keine besondere Anordnung der Sphärosomen konstatieren (Fig. 95, 97, 98).

Das Chondriom. In den jungen Spermatocyten 1. Ordnung erscheint das Chondriom in Form von kleinen Plastochondrien, die irgendwo in der Nähe des Sphärosoms, aber nie um dieses herum, versammelt sind (Fig. 24, 25).

Was die folgenden Stadien der Wachstumsperiode anbelangt, so können die Plastosomen auf denselben Stadien der Chromatinentwicklung sehr verschieden aussehen, wobei keine zeitliche Gesetzmäßigkeit im Auftreten einzelner Chondriombilder zu entdecken ist. Bald treffen wir Ansammlungen von Körnchen, welche die Neigung aufweisen, zu keulenförmigen Gebilden zu werden (Fig. 35), bald sehen die Plastosomen wie kurze, dicke Stäbchen (Fig. 29), bald wie dickere Plastokonten

aus (Fig. 27). In anderen Fällen haben wir einen dünnen, körnigen Faden, zu einem lockeren Knäuel zusammengelegt, vor uns (Fig. 32), oder wieder größere Kügelchen, die regellos angehäuft (Fig. 37) bzw. reihenweise geordnet und dabei teilweise verbunden (Fig. 42) sein können.

Nur kurz vor der Auflösung der Kernmembran nehmen die Plastosomen eine durchaus charakteristische Form an. Sie werden zu dicken fadenförmigen Gebilden, wobei die freien Enden jedes Fadens meistens einander genähert sind (Fig. 47—49). Auf diesem Stadium sehen die Fäden öfters rosenkranzförmig aus (Fig. 47, 48). Während der ersten Reifeteilung konnte ich zwei Typen von Plastokonten unterscheiden. Die einen sind dicker, haben geschwollene Enden und bilden meistens Schleifen in ihrem Verlauf (Fig. 62). Nachdem die Scheidewand zwischen den zwei Schwesterspermatocyten 2. Ordnung ausgebildet ist, kann man noch unter Umständen Plastokonten von diesem Typus sehen, die ununterbrochen durch diese Scheidewand ziehen (Fig. 72). Solche Bilder zeigen, daß jede Schwesterspermatocyte die Hälfte eines Plastokonten bekommt.

Als Regel kann aber ein zweiter Plastokontentypus gelten. Diese Elemente erscheinen in Form geschlossener »Ringe«, die von einem langen, verhältnismäßig dünnen, wellig verlaufenden Faden gebildet sind. Schon auf dem Stadium der Äquatorialplatte bzw. in der Metaphase sind diese »Ringe« in der Richtung der Spindelachse ausgezogen (Fig. 61), was während der Ana- und Telophase noch mehr zutage tritt (Fig. 66, 68). Sekundäre Schleifen können von den ringförmigen Plastokonten gebildet werden (Fig. 66, rechts oben), so daß es manchmal sehr schwer erscheint, den ganzen Verlauf der letzteren zu verfolgen. Die Fig. 69 zeigt uns das Verhalten der ringförmigen Chondriokonten während der Durchschnürung des Zelleibes. Man kann sich hier überzeugen, daß jede Schwesterzelle die Hälfte jedes einzelnen Ringes erhält. In diesem Fall benehmen sich die Plastosomen genau so, wie es von Meves (1900) bei *Paludina* (typische Reihe) beschrieben wurde.

Während der Interkinese ist das Chondriom durch kürzere, dickere Plastokonten vertreten (Fig. 76).

In den meisten Fällen tritt auch im Laufe der zweiten Reifeteilung der ringförmige Typus der Plastokonten auf (Fig. 83), wobei eine Verteilung der Halbringe eines jeden Ringes zwischen den beiden Tochterspermatiden stattfindet (Fig. 93, 96, 98). Aber auch hier kann das Chondriom eventuell eine ganz andre Gestalt annehmen.

So sehen wir auf der Fig. 92 einen Teil eines stark anastomosierenden Chondrioms, welches im ganzen ein einziges Gitter um die Teilungsspindel herum bildet. Ein Teil der Verästelungen hat freie, angeschwollene Enden.

Man hat den Eindruck, einen »apparato reticolare« von Golgi vor sich zu haben. Ich habe keine Gelegenheit gehabt, die Verteilung eines solchen Chondrioms zwischen den Tochterzellen zu verfolgen.

Die Spermiogenese (Fig. 99—112; 150—157).

Der Kern der soeben gebildeten Spermatide macht dieselben Umwandlungen durch, die wir bei den Spermatocyten 2. Ordnung kennen gelernt haben. Zuerst wird er zu einem kleinen Bläschen, dessen Inneres von unregelmäßigen Chromatinbalken durchzogen ist (Fig. 97). Dann wächst der Kern beträchtlich, sein Chromatin erscheint nunmehr in der Gestalt von kleinen, durch Lininstränge verbundenen Stäbchen, die wohl als Chromosomen aufzufassen sind (Fig. 98, 103—105). Die zuerst noch dünnen und langen Plastokonten (Fig. 99) kontrahieren sich und werden dabei bedeutend stärker (Fig. 100, 101). Manchmal haben sie die Form von kleinen Ringen (Fig. 101, rechts). Die Sphärosomen, welche ursprünglich als stäbchenförmige Elemente im Plasma zerstreut erscheinen (Fig. 97, 98), sammeln sich in einem Punkte (Fig. 102) und werden bald deutlich kalottenförmig (Fig. 103). Dann ordnen sie sich zu einer Sphärotheca zusammen, welche ein Idiozom umfaßt (Fig. 104). In allen Fällen, wo Centriolen nachzuweisen sind, liegen zwei stets abseits vom Idiozom. Ein komplettes Sphärosom scheint also nicht rekonstruiert zu werden.

Vielfach ist die Anwesenheit eines chromatoiden Körperchens im Plasma zu konstatieren, welches gewöhnlich in Verbindung mit der Kernmembran steht und höchst wahrscheinlich dem analogen Gebilde der zweiten Reifeteilung entspricht (Fig. 105).

Nachher werden die Chromatinkörper im Kerne unregelmäßig und nähern sich alle der Kernmembran (Fig. 106). Dann schmiegen sie sich der letzteren an und breiten sich aus, so daß der Kern bald wie eine Chromatinhohlkugel aussieht (Fig. 107—110). Zu gleicher Zeit erscheint in seinem Inneren ganz regelmäßig ein kleines Körperchen, welches bei Anwendung der Biondi-Färbung rein rot tingiert wird und wohl als ein Nucleolus aufzufassen ist (Fig. 107, 108, 110).

Inzwischen sind folgende Prozesse im Plasma zu beobachten. Die Plastokonten zerfallen in eine Anzahl von Kügelchen (vgl. Fig. 108 und 109). Die Centriole, welche nunmehr zu einem länglichen Körperchen vereinigt erscheinen, geben dem Achsenfaden Ursprung (Fig. 106—107; 109—110). Schon jetzt kann man auch am Idiozom eine ganz regelmäßig auftretende Erscheinung beobachten. Die Sphärotheca umfaßt nicht mehr das Idiozom von allen Seiten. Gewöhnlich etwa die Hälfte

seiner Oberfläche erscheint bloßgelegt. Ungefähr in der Mitte des nackten Bezirkes wird ein winziges Körnchen sichtbar, welches durch sein starkes lichtbrechendes Vermögen sowie besonders durch seine außerordentliche Affinität zu den Farben auffällt (Fig. 107, 110). So wird es außer E.H. mit Carminfarben, Hämatoxylin, Magenta, Safranin, Gentiana, Wasserblau, Bleu de Lyon scharf hervorgehoben. Nach Biondi wird es leuchtend rot gefärbt.

Auf dem nächsten Stadium (Fig. 111) sind folgende Veränderungen hervorzuheben. An der Chromatinhohlkugel des Kernes ist ein Bezirk zu sehen, wo die Kernmembran frei von einem Chromatinüberzug erscheint. In der Mitte dieses Bezirkes stößt das proximale Ende des Achsenfadens an die Kernmembran. Der kleine Nucleolus ist nicht mehr da. Die Chondriomkügelchen haben sich zu vier bzw. fünf größeren Kugeln (auf der Fig. 111 sind nur drei davon zu sehen) vereinigt, die nunmehr gegen die Gemische mit Essigsäure viel resistenter erscheinen, als die Chondriomsubstanz der früheren Stadien. Vorläufig sind sie regellos im Plasma zerstreut. Das färbbare Körnchen hat sich von der Oberfläche des Idiozoms etwas abgehoben und, soweit man beurteilen kann, sich zu einer kleinen Kappe ausgebreitet (Fig. 111).

Im weiteren Gange der Spermiogenese schreiten die Umwandlungen des Kernes, der Plastosomen und der Bestandteile der ehemaligen Statosphäre so gesetzmäßig fort, daß jedem Stadium der Kernentwicklung immer ganz bestimmte Zustände der Plasmabestandteile entsprechen.

Im Kerne findet eine Umlagerung der Chromatinsubstanz statt (Fig. 112). Im Gegensatz zum vorhergehenden Stadium, erscheint die letztere am hinteren Kernpole gesammelt und bildet dort eine dicke, nach außen leicht convexe Platte. Der Vorderteil der Kernmembran erscheint total chromatinfrei und sitzt in Form einer halbkugeligen glasigen Kappe dem Rande der Chromatinplatte an. Die vier- bzw. fünfkugeligen Plastosomen ordnen sich um die Wurzel des Achsenfadens herum. Am Idiozom ist ein Auswuchs entstanden, an dessen Spitze das chromatische Körperchen liegt. Von diesem zieht ein gerader siderophiler Faden zur Hauptmasse des Idiozoms, erreicht aber nie die Sphärotheca, welche immer noch in Form einer Kappe etwa die Hälfte der Idiozomoberfläche bedeckt (Fig. 112). Dieser Faden ist zweifelsohne dem chromatischen Körperchen entsprossen. Der geschilderte Idiozomauswuchs hat die Form eines schmalen Brettchens, wie aus der Betrachtung seiner verschiedenen Ansichten zu schließen ist.

Auf dem Stadium der Fig. 150 (Tafel XIX) sind folgende Veränderungen zu konstatieren. Die Chromatinmasse am hinteren Kernpole hat

etwa die Form eines Rotationsellipsoids, dessen von vorne nach hinten gerichtete Achse ungefähr zweimal kürzer ist als diejenige, welche zur ersteren senkrecht verläuft. (Im folgenden werde ich der Kürze wegen die erstere Dimension als »Höhe«, die letztere als »Breite« des Ellipsoids bezeichnen.) Die achromatische, von der Kernmembran gebildete Kappe der Fig. 112 (Taf. XVIII) ist jetzt viel kleiner geworden und bedeckt nur einen unbedeutenden Teil der vorderen Oberfläche des Chromatinellipsoids. Die Chondriommasse hat zweifellos seit dem vorhergehenden Stadium stark zugenommen. Die Plastosomen sind zu einem gemeinsamen Körper vereinigt, der sich längs des proximalen Abschnittes des Achsenfadens caudalwärts ausdehnt. Das Idiozom mit seinem Auswuchse ist nunmehr im vorderen Abschnitte der Spermatide zu treffen, wobei die Längsachse des Auswuchses beinahe senkrecht zur Richtung des Achsenfadens orientiert ist.

Die Breite des Chromatinellipsoids nimmt etwas ab, die vordere achromatische Kappe schwindet restlos (Fig. 151 und 152). Der Chondriomkörper breitet sich weiter caudalwärts, schon außerhalb des Plasmakörpers der Spermatide, aus und nimmt dabei die Gestalt einer Keule an, deren Anschwellung nach hinten gerichtet ist. Der Idiozomauswuchs trennt sich von dem Idiozom selbst und orientiert sich allmählich in der Richtung vorne—hinten, wobei sein chromatisches Körperchen caudalwärts gerichtet ist und sich dem Reste der achromatischen Kernmembrankappe anschließt (Fig. 151). Indem diese schwindet, verschmilzt das Hinterende des Idiozomauswuchses mit der Kernchromatinmasse, sein chromatisches Körperchen wird nicht mehr sichtbar, sein Vorderende rundet sich ab. Das Gebilde ist zu dem Acrosom geworden (Fig. 152). Das Idiozom liegt irgendwo abseits im vorderen Abschnitt der Spermatide (Fig. 151—152). Nur ein Teil von ihm ist von einer kappenartigen Sphärotheca umgeben; gleich nach der Abtrennung des Auswuchses erscheint die freie Idiozomoberfläche vielfach unregelmäßig (Fig. 151).

Das nächste Stadium ist auf der Fig. 153 zu finden. Der Kern ist durch ein Chromatinellipsoid vertreten, dessen Höhe jetzt die Breite übertrifft. An seinem vorderen Pole sitzt ihm das Acrosom an (auf der betreffenden Figur von der Fläche gesehen). Der färbbare mediane Faden des ehemaligen Idiozomaufsatzes läßt sich nicht mehr nachweisen. Der Chondriomkörper hat sich noch mehr nach hinten ausgezogen, die Keulenform des vorhergehenden Stadiums ist nur angedeutet. Seine Oberfläche außerhalb des Plasmakörpers scheint vorläufig von einem Plasmaüberzug frei zu sein. Das Idiozom ist nur teilweise in die Sphärotheca

eingeschlossen. In seltenen Fällen waren auf seiner freien Oberfläche siderophile Körperchen zu sehen (Fig. 153).

Auf den folgenden Stadien verändert sich die Färbbarkeit der Kernsubstanz insofern, als der künftige Spermiumkopf nach der Anwendung der E.H.-Methode ebenso leicht entfärbt wird, wie das Acrosom und das Chondriom, vielfach noch leichter als diese.

Von dem Stadium der Fig. 154 an hat der Kopf, einschließlich des Acrosoms, ungefähr folgende Gestalt. Von der schmäleren Seite sieht er wie eine Keule aus, deren Griff das Acrosom bildet (Fig. 154, 157 *a*). Von der breiteren Seite betrachtet, erscheint er in Form eines länglichen Brettchens mit abgerundeten Enden, dessen Länge etwa um das Vierfache die Breite übertrifft. Durch einen Querstrich ist das Gebilde in zwei ungefähr gleich lange Abschnitte — Acrosom und Kopf — geteilt (Fig. 155—157). Im hinteren Teile des letzteren ist der hineinragende, vordere Abschnitt des Achsenfadens zu erblicken. Der Chondriomkörper ist weiter nach hinten gewachsen, sein Durchmesser ist gleichmäßiger geworden. Von jetzt an ist an seiner Oberfläche ein dünner Plasmaüberzug zu sehen, der im optischen Längsschnitte als ein schmaler Saum erscheint (Fig. 154). Das ist die erste Andeutung der bevorstehenden Verlagerung der ganzen Plasmamasse der Spermatide nach hinten. Das Idiozom ist wieder kugelförmig geworden und gänzlich von der Sphärotheca bedeckt.

Der schon früher spindelförmig gewordene Plasmaleib mit dem Idiozom darin fängt an, längs des völlig ausgewachsenen Chondriomkörpers caudalwärts zu rutschen (Fig. 155). Bald wird das Hinterende des letzteren erreicht (Fig. 156). Zu dieser Zeit ist die Plasmamenge viel geringer geworden, weist vielfach Vacuolen und kleine, färbbare Granulationen auf. Gewöhnlich ist ein kleines Idiozom, von einer Sphärotheca umgeben, darin sichtbar (Fig. 156). Endlich wird dieser Plasmaballen mit allen seinen Einschlüssen abgestreift, das Spermatozoon präsentiert sich in seiner definitiven Form (Fig. 157). Sein Kopf und Acrosom behalten die schon oben beschriebene Gestalt (Fig. 157, *a* = Flächenansicht, *b* = Kantenansicht). Manchmal gelingt es, in seinem Inneren einen spindelförmigen Raum zu sehen, welcher mit einer nicht färbbaren, stark lichtbrechenden Substanz ausgefüllt ist (Fig. 157 *b*). Das Mittelstück, welches den längsten Abschnitt des Spermiums bildet, besteht größtenteils aus dem cylindrischen Chondriomkörper, der von einer dünnen Plasmaschicht bedeckt und von dem Achsenfaden durchzogen wird. An den beiden Enden des Chondriomkörpers tritt der Achsenfaden aus ihm aus: am Vorderende ragt er als ein kurzes Stäbchen in den Kopf hinein, am Hinterende bildet er einen frei hängenden Endfaden (Fig. 157*a*).

Stephan (1903), der sich mit der Spermiogenese der eupyrenen Spermien von *Cerithium vulgatum* befaßt hatte, hat die entsprechenden Prozesse im großen und ganzen richtig in seiner vorläufigen Mitteilung geschildert. Nur seine Beschreibung, welchen Anteil das Idiozom an der Acrosombildung nimmt, ist sehr unvollständig. Auch die Anwesenheit einer Sphärotheca hat dieser Forscher nicht konstatiert.

Atypische Reihe (Fig. 125—149; 158—173).

Wachstums- und Reifungsperiode (Fig. 125—144).

Hier und da sind an der Wand der Samenschläuche Gruppen von jungen Spermatocyten zu finden, die sich dadurch auszeichnen, daß die fadenförmigen Chromatinelemente schon eine deutliche paarweise Anordnung zeigen (Fig. 113—115). Da eine ununterbrochene Reihe von ihnen zu unzweifelhaften atypischen Spermatocyten 1. Ordnung führt, sind sie auch als solche aufzufassen. In andern Beziehungen sind sie den Anfangsstadien der typischen Spermatocyten gleich.

Auch in der atypischen Reihe werde ich die Umwandlungen des Centralapparates sowie der Plastosomen am Ende des Abschnittes schildern.

Indem die Spermatocyte wächst, behalten die Chromatinelemente die Form von dünnen gepaarten Fäden (Fig. 116—118). Charakteristisch und von längerer Dauer erscheint das Stadium der Fig. 118. Die Zelle hat noch eine längliche Gestalt, das Plasma ist an einem Pole angehäuft. Der Kern sieht auf dem optischen Längsschnitte der Zelle nierenförmig aus. Von diesem Stadium an ist kein Nucleolus mehr im Kerne vorhanden.

Die darauffolgende Entwicklungsperiode zeichnet sich durch eine große Mannigfaltigkeit der Form aus, in welcher die Chromatinelemente auftreten. Gemeinsam bleibt allerdings eine bedeutende Verkürzung und Verdickung derselben. Bald treten sie als starke, gebogene, paarweise vereinigte Stäbchen (Fig. 121), bald als X-förmige Gebilde (Fig. 122), bald als je zwei parallel orientierte Stäbchen von verschiedenen Dimensionen auf (Fig. 123). In jedem Falle nehmen die Chromosomen (eigentlich Doppelchromosomen) kurz vor der Auflösung der Kernmembran die Gestalt von kurzen Stummeln an, welche einen deutlichen Längsspalt aufweisen (Fig. 124).

Es wird nun die Kernmembran aufgelöst, und die »Chromosomen« bilden einen frei im Plasma liegenden Haufen. Bisweilen scheint der Längsspalt temporär verschwunden zu sein (Fig. 125). Gewöhnlich werden

aber die Hälften der Doppelchromosomen viel lockerer als auf dem vorhergehenden Stadium gepaart (Fig. 126).

Die auf diesem Stadium vorgenommenen Zählungen der dicht zusammengedrängten Chromosomen konnten zwar nicht genau ausfallen, haben aber Zahlen gegeben, die sich nicht viel von 16 entfernten. Die reduzierte Zahl der atypischen Reihe ist also wohl derjenigen der typischen gleich anzunehmen.

Während die Chromatinelemente sich mehr oder weniger gleichmäßig im Plasma verteilen, weichen die Partner jedes Doppelchromosoms auseinander (Fig. 127, 128), so daß bald keine Spur ihrer früheren, paarweisen Anordnung zu entdecken ist (Fig. 129). Zu dieser Zeit kann eine plumpe achromatische Spindelfigur auftreten, aber eine Äquatorialplatte habe ich nie beobachten können. Die stäbchenförmigen Chromosomen (gegen 30, also wahrscheinlich genauer 32) liegen an der Spindeloberfläche zerstreut (Fig. 129). In vielen Fällen war aber eine Spindel nicht da, und ich bin zur Überzeugung gekommen, daß die erste Reifeteilung sich öfters ohne eine solche vollzieht.

Bevor die Streckung des Zelleibes beginnt, scheinen die Chromosomen eine Querteilung durchzumachen. Wenigstens findet man öfters Zellen, in denen die Chromosomen teilweise die Biskuitform aufweisen, teilweise als kleine Kugeln erscheinen, deren Größe derjenigen der Biskuithälften entspricht (Fig. 130, 131). Indem die Zelle sich streckt, werden die Chromosomen wieder länglich und bilden meistens zwei Gruppen, die allerdings nie scharf getrennt sind (Fig. 132). Die Zahl der Chromatinelemente dieses Stadiums übertrifft bei weitem 30 und nähert sich vielmehr der Zahl 64, die nach dem oben Gesagten im voraus zu erwarten wäre.

Wenn die Durchschnürung der Zelle anfängt, werden die Gestalt und die Zahl der Chromatinelemente ganz unregelmäßig (Fig. 133, 134). Es scheinen dabei Verschmelzung, Zerbröckelung und Auflösung einzelner von ihnen stattzufinden. Auf der Fig. 135 sehen wir zwei soeben gebildete, noch aneinanderstoßende Spermatocyten 2. Ordnung, die von einem gemeinsamen »Spindelrest« mit Zwischenkörperchen durchzogen sind. Auf den Fig. 136 und 137 sind die Schwesterzellen auseinander gewichen, bleiben aber noch durch den »Spindelrest« in Verbindung. Die Chromatinelemente scheinen sich ganz nach dem Zufall zwischen den beiden Schwesterzellen verteilt zu haben.

Während der Interkinese bildet ein Teil der Chromatinelemente eine lockere sphärische Anhäufung, die in einer hellen Vacuole eingeschlossen ist (Fig. 138). Diese Erscheinung entspricht wohl dem Prozesse der Kernkonstruktion, obgleich eine deutliche Kernmembran nie zu sehen

ist, und andere Chromatinelemente irgendwo abseits im Plasma liegen bleiben.

Eine Spindel ist während der zweiten Reifeteilung in den meisten Fällen zu sehen (Fig. 139, 141), sie erscheint aber öfters unregelmäßig ausgebildet, z. B. dreipolig (Fig. 140). Auch jetzt scheint sie in keine näheren Beziehungen zu den Chromatinelementen zu treten. Diese liegen im Plasma zerstreut und werden allmählich durch Auflösung dezimiert. Eine wechselnde Zahl von ihnen kommt in jeder der Schwesterspermatiden vor. Auch diese bleiben häufig eine Zeitlang durch einen »Spindelrest« verbunden.

Der Centralapparat. Es ist mir nie gelungen, die Anwesenheit einer kompletten Statosphäre in den atypischen Spermatocyten nachzuweisen. Was die frühen Stadien betrifft, so ist es wahrscheinlich, wie in den typischen, darauf zurückzuführen, daß das Centriol von der Sphärotheca verdeckt wird. Auf dem Stadium der Fig. 118 kann man leicht die Anwesenheit von zwei Centriolen außerhalb des Idiozoms an der concaven Seite des Kernes konstatieren. Das Idiozom bleibt kugelig und ist von einer Sphärotheca umgeben.

Auf den nächsten Stadien erscheint das Idiozom, falls es überhaupt zu finden ist, angeschwollen, unregelmäßig (Fig. 121, 124). Eine Sphärotheca ist dann nicht mehr vorhanden, dafür ist manchmal eine Anzahl von kleinen stäbchenförmigen Elementen zu finden, die wohl aus der ersteren hervorgegangen ist (Sphärosomen, Fig. 121, 125). Auf der Fig. 125 sind auch die Centriolen sichtbar.

Nichtsdestoweniger gelingt es ausnahmsweise ein von einer Sphärotheca umgebenes Idiozom auch auf späteren Stadien zu finden (Fig. 128, oben).

Es ist mir nicht gelungen, das Schicksal der drei Bestandteile der Statosphäre durch die Reifeteilungen in allen Einzelheiten zu verfolgen. Die Centriolen sind sehr klein und nur an den Spindelpolen nachweisbar; die Sphärosomen treten nur selten mit gewünschter Deutlichkeit auf. Es mag daran liegen, daß sie in dieser Periode entweder von den Fixierungsflüssigkeiten schlecht erhalten werden, oder ihre Färbbarkeit einbüßen.

Trotzdem konnte ich hier und da einzelne Sphärosomen während (Fig. 134) und gleich nach der ersten Reifeteilung (Fig. 136, untere Zelle) finden. In der Interkinese erscheint ein Idiozom von einer deutlichen Sphärotheca umgeben (Fig. 138).

Während der zweiten Reifeteilung gelingt es auch in manchen Fällen, stäbchenförmige Sphärosomen an den Polen der ausgestreckten Zelle zu

erblicken (Fig. 142). Auch in den soeben gebildeten Spermatiden sind sie unter Umständen sichtbar (Fig. 145).

Die Plastosomen sind in der atypischen Reihe schwächer vertreten als in der eupyrenen. Auch hier präsentieren sie sich ursprünglich als ein Haufen von Plastochondrien, die in der Nähe des Centralapparates liegen (Fig. 116). Bald werden sie aber reihenweise angeordnet (Fig. 117). Dicht vor dem Beginn der ersten Reifeteilung ist das Chondriom durch zwei bis drei lange Plastokonten vertreten, die während der Durchschnürung des Zellkörpers in der Richtung der längeren Zellachse orientiert sind (Fig. 133). Soweit ich mich überzeugen konnte, werden sie der Quere nach halbiert (Fig. 137). Ebenso verhalten sie sich auch während der zweiten Reifeteilung (Fig. 142, 144).

Bevor ich zur Schilderung der Spermiogenese übergehe, habe ich noch auf die Fig. 119 und 120 aufmerksam zu machen. Auf der ersteren sieht man paarweise angeordnete Chromatinfäden, die anfangen sich in der Richtung der größeren Zellachse zu orientieren, auf der letzteren ein richtiges Bouquetstadium, auf dem die einzelnen Schleifen je aus zwei umeinander geschlungenen Fäden bestehen. Wir haben also zwei Stadien, die etwa denjenigen entsprechen, welche auf den Fig. 34 bzw. 35 abgebildet sind. Der Vergleich kann aber auch lehren, daß die in Rede gestellten Zellelemente viel kleiner sind, als die soeben erwähnten. In die typische Reihe passen sie deswegen keinesfalls. Ich zögerte andererseits längere Zeit, sie für Glieder der atypischen Reihe zu halten, da die Chromatinumwandlungen in dieser nach dem oben geschilderten Schema vor sich gehen, in welchem ein Bouquetstadium keinen Platz finden könnte. Nun ist es mir aufgefallen, daß die kleinen Bouquets sehr oft in stark kontrahiertem Zustande zu finden sind, so daß eine Art »Synapsis« auftritt. Von einer lockeren »Synapsis« kann man alle Übergänge zu solchen finden, in denen das ganze Chromatin einen exzentrisch liegenden Ballen bildet, in dem keine weitere Struktur zu entdecken ist. In solchen Fällen ist auch das Plasma meist zusammengeschrumpft. Beim Färben nach Biondi wird das Chromatin fast rein rot gefärbt. Es sind zweifellos degenerierte Spermatocyten. So bin ich zum Schluß gekommen, daß es sich um aberrante atypische Spermatocyten 1. Ordnung handelt, die sich aus den Stadien der Fig. 115—116 entwickeln und dem Tode geweiht sind. Es besteht also neben der atypischen Hauptreihe, welche zu ausgebildeten Samenkörpern führt, eine kurze Nebenreihe, die bald erlischt.

Die Spermiogenese (Fig. 145—149; 158—173).

Während der ersten Stadien der Spermiogenese ist die Entwicklung der einzelnen Bestandteile der Spermatide wenig koordiniert, so daß es vorteilhafter erscheint, die Umwandlungen des Chromatins, des Centralapparates und des Chondrioms zu schildern.

Anfangs liegt eine wechselnde Anzahl von verschieden großen Chromatinelementen regellos im Plasma zerstreut (Taf. XVIII, Fig. 145—146; Taf. XIX, Fig. 158—159). Dann wird eines derselben von einer Vacuole umgeben, so daß ein kleine Kernbläschen entsteht (Fig. 147, 148). Indem dieses sich vergrößert, breitet sich seine Chromatinsubstanz längs der Kernmembran, und zwar im Bereiche der »hinteren« Kernhälfte, aus (Fig. 160).

In den jungen Spermatiden scheinen die Centriolen ursprünglich im Inneren der Zelle zu liegen (Fig. 145), dann rücken sie zu deren Peripherie (Fig. 146, 1 8). Da vermehren sie sich und geben einem auswärts wachsenden Bündel von »Achsenfäden« den Ursprung (Taf. XIX, Fig. 158, 159). Ist das Kernbläschen ausgebildet, so rückt das proximale Ende des Bündels zu der Kernoberfläche, deren hinterer Pol dadurch markiert wird (Fig. 160).

Bevor das Kernbläschen sich gebildet hat, findet man vielfach Sphärosomen im Spermatidenplasma liegen (Taf. XVIII, Fig. 145; Taf. XIX, Fig. 158). Manchmal sind sie deutlich gebogen und zu einer Gruppe versammelt (Fig. 145). In diesen Fällen ist ein Idiozom nicht vorhanden. Dann tritt wieder ein von einer Sphärotheca umgebenes Idiozom auf (Fig. 146, 149). Centriolen sind nie im Idiozom zu finden.

Das Chondriom der unlängst entstandenen Spermatiden besteht aus einigen (ein bis drei) geschlängelten Fäden (Taf. XVIII, Fig. 144; Taf. XIX, Fig. 158). Bald zerfallen aber diese in Körnchen (Fig. 145, 146), die hier und da noch reihenweise angeordnet sind (Taf. XVIII, Fig. 147; Taf. XIX, Fig. 159). Dann bilden sie fünf bis neun größere kugelförmige Körper, die sich einen Kranz bildend um die Basis der Achsenfäden gruppieren (Fig. 161 — die Spermatide vom hinteren Pole gesehen).

Von dem Stadium der Fig. 160 an lassen sich einzelne Entwicklungsschritte viel besser unterscheiden. Da sehen wir das Kernbläschen, dessen vordere Hälfte nur aus der Kernmembran besteht, während die hintere außerdem von einer Chromatinschicht umgeben ist. Ein feines »Liningerüst« ist im Kerninnern zu sehen. Im Plasma liegen etliche Chromatinkörperchen, die aber viel kleiner als diejenigen der vorhergehenden Stadien sind. In der Nähe des hinteren Poles des Kernes entspringt das Bündel der Axialfäden, dessen Basis von dem Kranz der Chondriomkügelchen

umgeben ist. Das Idiozom, in eine Sphärotheca eingeschlossen, ist irgendwo abseits vom Kerne zu sehen.

Am nächsten Stadium (Fig. 162) sind folgende Veränderungen zu konstatieren. Die Chromatinsubstanz fängt an, sich gleichmäßiger auf der ganzen Kernperipherie zu verteilen. Das Kernbläschen hat seine maximale Größe erreicht. Besonders charakteristisch ist es aber, daß das Idiozom (mit seiner Sphärotheca) am vorderen Kernpole zu finden ist, ähnlich wie in den typischen Spermatiden.

Schon auf dem Stadium der Fig. 163 liegt das Idiozom wieder irgendwo im Plasma abseits vom Kerne. Der letztere ist etwas kleiner geworden und erscheint jetzt am hinteren Pole etwas abgeplattet. Die chromatische Substanz bildet eine dünne gleichmäßige Schicht an seiner ganzen Peripherie. Die Chromatinelemente des Plasmas sind zu dieser Zeit in der Regel total aufgelöst worden. Doch trifft man hier und da kleine Reste von ihnen (Fig. 163, dicht am vorderen Kernpole). Dafür sind im Plasma neue Gebilde aufgetreten. Es handelt sich um winzige, regellos zerstreute Körnchen, welche von manchen Färbungsmitteln intensiv tingiert werden (E.H., Magenta). Nach Biondi werden sie rot gefärbt, bestehen also sicher nicht aus Chromatin. Von den Plastochondrien werden sie dadurch unterschieden, daß sie nach solchen Fixierungsmitteln (Flemming, Hermann, Carnoy) erhalten bleiben, welche die Plastochondrien vernichten.

Was die Plastosomen betrifft, so bleiben ihre Gestalt und Gruppierung dieselben wie vorher. Auch die allgemeine Zellkörperform weist keine bestimmte Veränderung auf.

Ein weiterer Fortschritt in der Entwicklung zeigt sich darin, daß die Zelle anfängt, sich in der Richtung von vorne nach hinten zu verlängern (Fig. 164). Der Kern liegt etwa in der Mitte des Zellkörpers und ist noch kleiner geworden. Unmittelbar an seinen hinteren Pol stößt das Bündel der starkverlängerten Achsenfäden, deren intraplasmatische, proximale Abschnitte in eine einheitliche wurstförmige Chondrionmasse eingeschlossen sind. Diese wurde durch die Vereinigung der kugeligen Plastosomen des vorhergehenden Entwicklungsstadiums gebildet. Das Idiozom und die färbbaren Körnchen haben keine Veränderungen erlitten.

Nun rückt der Kern an den vorderen Pol der Spermatide, gefolgt von dem proximalen Ende des Achsenfadenbündels. Der Zellkörper nimmt die Gestalt einer Birne an, deren spitzes Ende nach vorne gerichtet ist (Fig. 165).

Später fängt der Kern an, einen nach vorne gerichteten Auswuchs zu bilden (Fig. 166). Allmählich schwindet aber sein Lumen vollständig, und die kompakt gewordene und augenfällig bedeutend angewachsene Chroma-

tinmasse bildet am Vorderende der Spermatidenbirne einen langen Stiel mit einem Köpfchen am distalen Ende (Fig. 167). An der Oberfläche dieses Stieles ist kein Plasmaüberzug zu sehen.

Während der Stadien der Fig. 165—167 sind die färbbaren Körnchen immer noch im ganzen Plasma verteilt, das Idiozom mit seiner Sphärotheca liegt in der Nähe der Zellmitte.

Da auf den folgenden Stadien die zunehmende Zahl und Größe der färbbaren Körnchen die Einzelheiten der Chromatinumwandlungen leicht maskiert, empfiehlt es sich, diese an Präparaten zu studieren, die mit Alauncarmin oder Magenta (stark extrahiert) gefärbt sind. Dann wird allerdings auch die Sphärotheca unsichtbar (Fig. 168—170).

Indem die vordere Hälfte der Spermatide schmäler wird, nimmt der Zelleib die Gestalt einer Keule an (Fig. 168). Der »Chromatinstiel« der auf der Fig. 167 abgebildeten Entwicklungsstufe ist in das Plasmainnere hineingezogen und dabei etwas zarter geworden. Er nimmt jetzt etwa die vordere Hälfte der Zellachse ein, während die hintere vom intraplasmatischen Teile des Achsenbündels mit dem umgebenden Chondriomkörper gebildet wird (Fig. 168). Der Chromatinkörper hat die Form eines Conus, dessen Basis dem Chondriomkörper ansitzt und dessen Spitze in einen Faden ausläuft, der am Vorderende der Zelle mit einem Knöpfchen endet. Das letztere schwindet bald (Fig. 169); auch die fadenförmige Verlängerung der Chromatinkegelspitze wird allmählich resorbiert und die Masse des Kegels selbst wird bedeutend geringer (Fig. 170). Das Idiozom ist meistens in der hinteren Hälfte der Spermatide zu finden.

Die gleichzeitig stattfindenden Veränderungen der färbbaren Plasmakörnchen sind auf Grund von E.H.-Präparaten am besten zu verfolgen (Fig. 171). Diese Körperchen sind viel größer und zahlreicher geworden und haben sich dicht an der Zelloberfläche zu regelmäßigen Längsreihen angeordnet. In der vorderen Hälfte stoßen die letzteren aneinander, die Körnchen in den einzelnen Reihen folgen sich fast ohne Zwischenräume. Auf diese Weise hat man an der Oberfläche des »Handgriffes« der Plasmakeule eine fast ununterbrochene Körnchenschicht (Fig. 171). Am Vorderende der Zelle hat sich ein stiftförmiger Ansatz gebildet, der aus derselben Substanz, wie die färbbaren Körnchen, zu bestehen scheint. Ein kleines Idiozom, von einer Sphärotheca bedeckt, ist am Hinterende der Zelle zu finden.

Nun nimmt der Zellkörper die Gestalt eines hohen Zuckerhutes mit einem stiftförmigen Ansatze an der Spitze an (Fig. 172). Von vorne nach hinten schreitet der Prozeß der Vereinigung einzelner färbbarer Körnchen zu einer zusammenhängenden Schicht vorwärts, welche eine Art von Hülse

um den Plasmakörper bildet. Im hinteren Teil der Zelle behalten die Körnchen vorläufig ihre Individualität und Anordnung in Längsreihen. Ganz am Hinterende der Spermatide kann man eine kleine deutliche Ausbuchtung an der Oberfläche sehen, die ein winziges, aber immer noch von einer deutlichen Sphärotheca umgebenes Idiozom birgt (Fig. 172). Ob dieses mit einem Stück Plasma abgestreift oder an Ort und Stelle resorbiert wird, ist schwer zu entscheiden. Jedenfalls ist keine Spur von ihm auf späteren Stadien zu sehen.

Ein fertiges atypisches Spermatozoon ist auf der Fig. 173 dargestellt (Fixierung nach Carnoy, Färbung mit E.H. mit starkem nachträglichem Differenzieren). Der etwa spindelförmige Zellkörper ist in eine ziemlich dicke Hülse gänzlich eingeschlossen, die aus der Substanz der färbbaren Körnchen entstanden ist und jetzt noch eine starke Affinität zu den Farbstoffen zeigt. Am Vorderende ist der stiftförmige Ansatz zu sehen. Etwas nach vorne von der Mitte des Körpers liegt ein kleines birnförmiges, mit der Spitze nach vorne gerichtetes Chromatinkörperchen, von welchem das Achsenbündel caudalwärts abgeht. Der intraplasmatische Abschnitt von diesem ist sehr dünn geworden, da die einzelnen Fäden dicht aneinander liegen, in den gleichfalls sehr dünnen Chondriomkörper eingeschlossen. Am Hinterende der Zelle hängen die einzelnen Achsenfäden frei.

Auch die atypische Spermiogenese wurde von Stephan (1903a) in den Grundzügen richtig geschildert. Doch sind folgende Ungenauigkeiten hervorzuheben. Nach diesem Autor soll das sehr klein gewordene Keimbläschen im Inneren des Zellkörpers schwinden (seine Fig. 1 *d*, die wohl meiner Fig. 164 entspricht). Das Stadium meiner Fig. 167 hat er scheinbar nicht beobachtet. Auf den Nachbarstadien werden die anderen Zellbestandteile leicht von den färbbaren Körnchen verdeckt und das mag der Grund gewesen sein, warum Stephan die entsprechenden Spermatiden für apyren gehalten hat. Wie wir gesehen haben, ist auch das reife Spermium als oligopyren zu bezeichnen.

Was das Idiozom betrifft, so spricht Stephan von einem »corpuscule plus colorable, comme chez les spermatides du type normal« an dessen Peripherie (seine Fig. 1 *a* und *b*). Es handelt sich wohl um einen Teil der ungleichmäßig gefärbten Sphärotheca.

Ich bin nun an den Schluß meiner Beschreibung der Spermienentwicklung gelangt. Im folgenden will ich einige in theoretischer Hinsicht interessante Ergebnisse meiner Beobachtungen hervorheben und einige allgemeine Fragen besprechen.

Allgemeiner Teil.

Die Entwicklung der typischen Spermatozoen.

Die Reduktionsfrage. Im ersten Teile dieser Studien (1913) habe ich den eumitotischen Typus der Reifeteilungen in der Spermatogenese von *Conus* und *Vermetus* geschildert. Auf Grund von meinen neuen Beobachtungen an *Cerithium*, welches in bezug auf die Größe der Elemente, sowie die Klarheit der chromatischen Figuren während der früheren ersten Prophase ein viel günstigeres Objekt darstellt, bin ich zu einer abweichenden Vorstellung über dieselben Prozesse gekommen.

Schon auf dem Leptotänstadium kann man sich davon überzeugen, daß eine parallele Anordnung einzelner Chromatinfäden stattfindet (Fig. 28); nachher erscheinen sie alle zu parallelen Paaren vereinigt (Fig. 30, 31). Diese Paare sind sicher nicht durch eine Längsspaltung von ursprünglich einfachen Fäden entstanden. Denn solange kein Umschlingen der Partner vor sich geht, ist der Abstand zwischen denselben ein beträchtlicher. Trotz aller Mühe konnte ich nicht Bilder mit dicht einander genäherten Partnern finden, Bilder, die es erlauben würden, auf eine unlängst stattgefundene Spaltung zu schließen. Paare von aneinander stoßenden, vielfach V-förmig angeordneten Fäden finden wir dagegen öfters in den Kernen, in denen zugleich auch sich umschlingende Partner auftreten, wodurch der Beweis geliefert wird, daß es sich um spätere, dicht vor dem Bouquetstadium stehenden Entwicklungsstufen handle.

Von einer simultanen Differenzierung der beiden Partner aus einem ruhenden Kerngerüst, wie es von Meves (1907) angenommen und auf seiner bekannten Textfig. 6 illustriert wurde, kann in meinem Fall kaum die Rede sein, da bei *Cerithium* ein »Ruhekern« mit einem Chromatinnetze nicht vorkommt. In den jüngsten Spermatocyten, sowie in den Spermatogonien zwischen zwei Teilungen, sind lauter distinkte Chromatinfäden im Kerne zu finden.

Die Zahl der Chromatinfäden der Prophase war unmittelbar nicht zu bestimmen. Da aber die Äquatorialplatte der ersten Reifeteilung von 16 Doppelchromosomen gebildet wird, welche ebenso vielen Paaren von den in Frage stehenden fadenförmigen Elementen zweifellos entsprechen, so ist die Zahl der letzteren 32 gleichzusetzen. Da etwa 30 Chromosomen in den Spermatogonien zu zählen sind, kann man mit Recht annehmen, daß die Zahl der einzelnen Chromatinfäden der unreduzierten Chromosomenzahl entspricht.

So glaube ich mich berechtigt, eine Parallelkonjugation der Chromosomen bei *Cerithium* anzunehmen. Es ist nicht meine Absicht, die viel

umstrittene Frage nach dem Vorhandensein eines solchen Prozesses im allgemeinen zu behandeln. Es ist aber kaum zu leugnen, daß seit dem bekannten Streit zwischen Fick, Meves, Goldschmidt einerseits (1908) und K. und E. Schreiner (1908a) andererseits die Lehre von der Parallelconjugation viel an Boden gewonnen hat. In erster Linie sind die objektiven Ausführungen von Wilson (1912) zu nennen, der unter anderm die klassischen Objekte der beiden Schreiner (*Myxine, Tomopteris*) sowie von Jannsens (*Batrachoseps*) sorgfältigst nachuntersuchte und sich entschieden auf die Seite der Anhänger einer Parasyndesis stellte. Dann ist der in dieser Beziehung gleichlautenden Ergebnisse von Lee (1911) und Demoll (1912) zu gedenken, die unabhängig voneinander eine parasyndetische Pseudoreduktion in der Spermatogenese von *Helix* beschrieben haben. Es sei noch auf die soeben erschienene Arbeit von v. Voss (1914) aufmerksam gemacht, die sich auf die Ooeyten von *Mesostomum* bezieht. Sie ist insofern von besonderem Interesse, als im Laufe der Wachstumsperiode zweimal Doppelfäden auftreten: das erstemal auf dem sogenannten »pachydiplotänen« Stadium, wo zehn solche Paare (nicht reduzierte Zahl) zu sehen sind, und das zweitemal in der eigentlichen Prophase der ersten Reifeteilung, wo nur fünf Doppelelemente vorhanden sind. Es liegt auf der Hand, daß im ersten Falle die Dualität der Fäden auf eine frühzeitige vorübergehende Spaltung der Chromosomen (vgl. Meves 1907, S. 461—62), im zweiten auf die Paralleleonjugation derselben zurückzuführen ist.

Wie es geschildert wurde, umschlingen sich bei *Cerithium* die conjugierenden Chromatinfäden jedes Paares sehr eng, behalten aber beständig ihre Individualität. So bleibt es auch während der späteren Stadien, wenn die beiden Komponenten jedes Paares sich kontrahieren. Nur dicht vor der Bildung der Äquatorialplatte ist die Doppelwertigkeit der Chromosomen nicht mehr nachzuweisen. Und falls ein Substanzenaustausch zwischen den beiden Partnern während der Prophase anzunehmen ist, findet er am ehesten in ihrer letzten Periode statt.

Während der ersten Reifeteilung wird eine Querteilung der Chromatinelemente vorgetäuscht. Soviel ich mich überzeugen konnte, kommt sie dadurch zustande, daß die zuerst parallel liegenden Partner jedes Chromosomenpaares sich nach der Auflösung der Kernmembran »end to end« anordnen, so daß sie durch die darauffolgende Querteilung voneinander getrennt werden. Ich nehme also eine Präreduktion bei *Cerithium* an.

Das chromatische Körperchen tritt im Plasma der Spermatocyten in der Diakinese auf. Während der beiden Reifeteilungen geht es immer ungeteilt in eine der Schwesterzellen über, so daß nur ein Viertel der Spermatiden das Körperchen enthält. Folgende Eigenschaften dieser

Gebildes sind außerdem hervorzuheben. Ihre färberische Reaktion ist amphoter, da sie sich nach Biondi bald rot färben, bald einen deutlichen Stich ins Grüne zeigen. Im Stadium der Äquatorialplatte können sie zuerst mit einem Chromosom, später mit einer der Centriolen durch eine Faser verbunden sein. Auf dem Stadium der Tochterplatten können sie wieder mit einem Chromosom in Verbindung stehen. Während der Interkinese bleiben sie im Plasma liegen. In den Spermatiden sind sie bald nicht mehr zu sehen.

Auch in den Spermatogonien, die vor kurzem eine Teilung durchgemacht hatten, konnte ich manchmal ein tingierbares Körperchen sehen, das vielleicht demjenigen der Spermatocyten entspricht.

Die obigen Gebilde sind in die Kategorie der »chromatoiden Körper« bzw. »Nebenkörper« einzureihen, die wohl von v. Brunn (1876) zum erstenmal in den Spermatiden der Ratte gesehen und abgebildet wurden. Vielleicht hat sie dann Hermann (1889) in den Spermatocyten beobachtet (s. seine Fig. 30), wie auch bald darauf Benda (1891), welcher die betreffenden Gebilde zuerst mit dem Namen »chromatoide Nebenkörper« belegte. Dabei stellte er sie aber denjenigen Körperchen gleich, die dem Achsenfaden der Spermatide den Ursprung geben, also den jetzigen Centriolen, ein Irrtum, welcher auch von Hermann (1898) wiederholt wurde. Niessing (1896) und Lenhossék (1898) verdanken wir die ersten ausführlichen Beschreibungen der chromatoiden Körper sowohl in den Spermatocyten als auch in den Spermatiden der Säugetiere.

Seitdem sind die chromatoiden Körper vielfach in den männlichen sowie in den weiblichen Keimzellen verschiedener Tiergruppen beschrieben worden. Ohne den geringsten Anspruch auf Vollständigkeit zu machen, werde ich hier einige diesbezügliche Befunde zusammenstellen, die mir von Interesse zu sein scheinen.

Was die färberische Reaktion der betreffenden Gebilde anbelangt, so werden sie gewöhnlich als acidophil charakterisiert (Meves 1899; A. und K. E. Schreiner 1905; Champy 1913).

Die Mehrzahl der Autoren, die sich nach dem Ursprung der chromatoiden Körper gefragt haben, leiten sie vom Kerne ab. Benda (1891) sprach die Vermutung aus, es handle sich um ein aus dem Kerne isoliertes Chromosom. Moore (1893) hat die chromatoiden Körperchen als eliminiertes Kernchromatin aufgefaßt; die Schreiner (1905) präzisieren sie als Derivate von Chromatinnucleolen (die basophile Reaktion soll nur allmählich sich in eine acidophile im Plasma verwandeln). Für außernucleare Plasmosomen werden sie von v. Baer (1909), Morse (1909),

Champy (1913), scheinbar auch von Ebner (1899), Duesberg (1908) und Regaud (1910) gehalten.

Dagegen nimmt Wilson (1913), der neulich den chromatoiden Körper in der Spermatogenese von *Pentatoma* studierte, an, daß er im Plasma gebildet würde.

Die Zeit des ersten Auftretens des chromatoiden Körpers wird auch verschieden bestimmt. Champy konnte ihn schon in den älteren Spermatogonengenerationen nachweisen. Die meisten Autoren finden ihn erst in den Auxocyten. Ebner und Duesberg sogar nur in den Spermatocyten 2. Ordnung.

Während der Wachstumsperiode wird manchmal nur ein chromatoider Körper beschrieben (Benda, Niessing, Schoenfeld, Wilson). Nach Champy besteht er aus zwei Teilen, die durch eine Brücke vereinigt sind. Öfters wird auch die Zahl zwei als charakteristisch angegeben (Moore, Lenhossék, Regaud). Nach den Schreiner kommt es in einigen Fällen überhaupt nicht zur Bildung von wohlbegrenzten chromatoiden Körpern, sondern viele größere oder kleinere Körnchen treten statt dessen auf.

Erwähnenswert ist die Lage an den beiden Polen der länglichen Auxocyte, die für die zwei chromatoiden Körper als sehr charakteristisch von Lenhossék und Regaud angegeben wird.

Schon Benda und Lenhossék haben gefunden, daß die chromatoiden Körper während der Mitose erhalten bleiben. Nach den Schreiner bleibt, »wenn vor der ersten Reifungsteilung die Centriolen auseinander weichen, ein chromatoider Körper oder eine Gruppe von Körnchen mit jeder Sphäre in Verbindung, oder der noch ungeteilte Körper bleibt zwischen den beiden Sphären liegen, um erst später geteilt zu werden.« Champy beschreibt eine regelmäßige Teilung seiner »corps pyrenoides« während der Vermehrungs- und Reifungsteilungen. Nach Doncaster (1909) gelangt der chromatoide Körper der Spermatocyten bei *Neuroterus* ungeteilt in eine der Schwesterspermatiden. Nach Wilson bleibt der chromatoide Körper bei *Pentatoma* während der beiden Reifungsteilungen ungeteilt, so daß er nur in eine der vier von einer Spermatocyte stammenden Spermatiden übergeht.

Anders werden die Verhältnisse von Regaud dargestellt. Nach diesem Autor sollen die chromatoiden Körper sich während der Reifeteilungen in kleine Körnchen auflösen, wobei sie während der ersten gewöhnlich spurlos schwinden. Nach den Mitosen werden sie rekonstruiert.

Die meisten Autoren behaupten, daß der chromatoide Körper in die Spermatide aufgelöst oder mit den Plasmaresten abgestreift wird. Nur

die Schreiner (1908) beschreiben seine Einwanderung in den Spermatidenkern, für dessen Kondensation er von Bedeutung sein soll.

Aus dieser Übersicht ist zu ersehen, daß unsere Kenntnisse über die Natur der chromatoiden Körper recht fragmentarisch sind. Es ist auch wohl möglich, daß wir nicht in allen Fällen mit denselben Gebilden zu tun haben.

Folgende Angaben über das Verhalten der chromatoiden Körper während der Mitosen möchte ich besonders hervorheben. Erstens können, nach der Beschreibung von Champy zu beurteilen, die chromatoiden Körper höchst regelmäßig halbiert und die entsprechenden Teilungsprodukte zwischen den beiden Tochterzellen verteilt werden. Zweitens fanden die Schreiner (1905) sehr häufig während der Metaphase in der Nähe des einen Pols oder der beiden Pole einen chromatoiden Körper, der mit dem entsprechenden Polcentrum durch eine Faser oder zwei eine Fasern verbunden war. In diesen Fällen halte ich es nicht für ausgeschlossen, daß die »chromatoiden Körper« degradierte Chromosomen darstellen, die aus dem Kerne ins Plasma ausgewandert sind. Auch bei *Cerithium* könnte es vielleicht so sein. Wie ich schon betont habe, wird da der chromatoide Körper während der Reifeteilungen öfters mit einem Pole verbunden. Außerdem kann er etwas vorher mit einem der Chromosomen der Äquatorialplatte in Verbindung stehen, was auch die accessorischen Chromosomen öfters zu tun scheinen (s. z. B. Sinéty 1901, McClung 1905 und Davis 1908, Orthopteren; Kornhauser 1094, Hemipteren). Zwar liegt der chromatoide Körper von *Cerithium* in allen Fällen, wo er von mir gefunden war, im Plasma. Es gibt aber Fälle, wo auch ein accessorisches Chromosom in den Auxocyten außerhalb des Kernes sowie während der Reifeteilungen außerhalb der Spindel liegen kann (Sutton 1902; Baumgartner 1904; Davis 1908; Brunelli 1909).

In dieselbe Tatsachenreihe gehört eine Beobachtung von Nawaschin (1911), welche besonders schön zeigt, wie ein regelrechtes Autosom zu einem »chromatoiden Körper« werden kann. Während der ersten Reifeteilung der Pollenmutterzellen bei *Tradescantia* ist manchmal in der Äquatorialebene ein nachhinkendes »Reduktionschromosom« zu sehen, wenn die Tochterplatten schon ausgebildet sind. Bald teilt es sich, aber seine Hälften erreichen die Pole nicht, bald bleibt es ungeteilt am Äquator stecken. Indem die Tochterkerne rekonstruiert werden, können die drei folgenden Fälle verwirklicht werden: 1. Es wird der ungeteilte doppelwertige Nachzügler eliminiert und bleibt im Plasma liegen. 2. Dasselbe geschieht mit einer oder 3. mit den beiden Teilhälften dieses Chromosoms. Wie es auch sein mag, kommt bei der zweiten Reifeteilung das betreffende

Chromosom ungeteilt in eine der Schwestertetraden, wo es ebenfalls im Plasma liegt. Es ist zu beachten, daß dieses extranucleare Chromosom ausgesprochen acidophil reagiert.

Eine Ähnlichkeit des chromatoiden Körpers bei *Cerithium* mit dem accessorischen Chromosom bei *Helix*, wie es von Demoll (1912) beschrieben wurde, ist nicht zu verkennen. Auch ich habe das Gebilde manchmal zweigeteilt gefunden[1]). Anderseits berichtet Demoll, daß während der Interkinese sein accessorisches Chromosom abseits vom Kerne liegt. Ob dieses während der zweiten Reifeteilung gespalten wird oder nur in eine der Spermatiden übergeht, wie es bei *Cerithium* stattfindet, ist von Demoll nicht festgestellt worden.

Die Acrosombildung. Wie ich oben ausführlich geschildert habe, wird das Acrosom der typischen Spermien von *Cerithium* aus einem Teile des Idiozoms gebildet. Es erscheint dabei an dessen Peripherie ein färbbares Körnchen, welches ein Stäbchen hervorsprossen läßt. Dieses bildet die Achse des Idiozomauswuchses, der zum Acrosom wird.

In der Literatur konnte ich nur einen Fall finden, wo es sich zweifellos um einen ähnlichen Vorgang handelt. Ich meine die Acrosombildung bei den Cephalopoden, wie sie von Thesing (1904) geschildert wurde. Auch da entsteht im Idiozom ein tingierbares Körnchen, welches einem Stabe den Ursprung gibt. Dieser Stab bildet die Achse des Acrosoms, dessen Hülle vom Idiozom (Idiozombläschen) stammt. Da es sich in beiden Fällen um Vertreter des Mollusken stammes handelt, haben wir zweifellos homologe Prozesse vor uns. Es sind allerdings die folgenden Unterschiede zu notieren: 1. Bei den Cephalopoden entsteht das Körperchen in einer Vacuole im Inneren des Idiozoms, während es bei *Cerithium* an der Idiozomperipherie gebildet wird. 2. Im ersteren Falle hat das Körperchen im Acrosom eine distale, im letzteren eine proximale Stellung.

Wie schon Thesing hervorgehoben hat, ist das obenerwähnte färbbare Körperchen der Cephalopoden mit den Körnchen zu vergleichen, die schon sehr frühzeitig in größerer Anzahl im Idiozom der Säugetiere auftreten (nach Meves, 1899, schon in den Spermatocyten 1. Ordnung), während der Spermiogenese zu einem größeren Körper verschmelzen und das Acrosom bilden.

Es gibt nun aber einzelne Beobachtungen, die darauf hinweisen, daß Centriolenderivate an der Bildung des Acrosoms teilnehmen können[2]).

[1]) Übrigens scheinen dasselbe auch die Schreiner (1905) beobachtet zu haben, wie ihre Fig. 97 *c* zeigt.

[2]) Von den älteren, wenig zuverlässigen Angaben, welche bei Korschelt und Heider (1902, S. 523) angeführt sind, sehe ich hier ab.

So berichtet Buchner (1909), daß das Acrosom bei *Oedipoda* von einem der beiden Centriolen gebildet wird, welches eine Wanderung nach vorne vollzieht. Champy (1913) findet in den Spermatiden der Batrachier außer dem Centriolenpaar, welches an der Bildung des Achsenfadens teilnimmt, noch ein zweites Paar, das an dem künftigen Vorderpole des Kernes zu liegen kommt und sowohl dem linearen Acrosom als auch dem Achsenstabe den Ursprung gibt. Bei *Bombinator* werden diese Organellen ausnahmsweise von dem »hinteren« Centriolenpaar gebildet, was dadurch erklärt wird, daß bei diesem Vertreter das morphologische Hinterende in Wirklichkeit nach vorne gerichtet ist. Der französische Forscher glaubt, daß das Acrosom sich prinzipiell kaum von dem Flagellum unterscheidet. Das erstere soll ein modifiziertes unbewegliches Flagellum sein.

Zugunsten der Ansicht, daß Centriolen an der Bildung des Acrosoms teilnehmen, spricht auch die Beobachtung von Lillie (1912), nach welchem während der Befruchtung bei *Nereis* zuerst am Vorderpole des Spermiumkopfes eine Eiplasmastrahlung entsteht. Dann erlischt diese Strahlung und eine definitive im Anschluß an den hinteren Pol des Spermiumkopfes erscheint.

Trotzdem wäre es voreilig, die färbbaren Körperchen, welche bei den Säugetieren, den Cephalopoden und bei *Cerithium* als Acrosombildner fungieren, mit Centriolen zu identifizieren. Ich habe wenigstens gefunden, daß das betreffende Körperchen bei *Cerithium* de novo vom Idiozom gebildet wird. So lauten auch die Angaben von Thesing für die Cephalopoden.

Die Entwicklung der atypischen Spermatozoen.

Vergleichen wir die atypische Spermatogenese von *Cerithium* mit der Entwicklungsgeschichte der atypischen Spermien anderer Prosobranchia, so sehen wir, daß sie am meisten derjenigen von *Paludina* und *Murex* gleicht, wie sie von Meves (1900, 1902) bzw. Stephan (1903b) und Lams (1910) geschildert wurde. Auch bei *Cerithium* sind die beiden Reifeteilungen noch vorhanden. Der Grad von Divergenz der Reifeteilungen von denjenigen der typischen Reihe ist aber in den drei genannten Fällen ein verschiedener. So wird von Lams eine typische Mitose für die erste Reifeteilung beschrieben (»on observe successivement les stades de spirem, résolution du boyau nucleinien en chromosomes, plaque équatoriale, métacinèse, organisation des noyaux-filles«)[1]. Bei *Paludina*

[1]) Nach der älteren Beschreibung von Stephan (1903b) soll die Mitose der ersten Reifeteilung bei *Murex brandaris* nicht so regelmäßig verlaufen und mehr derjenigen bei *Paludina* ähnlich sein.

(Meves) verläuft die entsprechende Caryokinese viel unregelmäßiger, insofern als keine richtige Äquatorialplatte gebildet wird und die Kerne in den Tochterzellen nicht rekonstruiert werden. Bei *Cerithium* sind die Verhältnisse ganz atypisch. Keine Stadien von Monaster und Diaster sind zu erkennen, eine Spindel ist nur in einigen Fällen zu finden und kann dabei höchst unregelmäßig sein. Die Chromosomen, deren Zahl und Größe zu der Zeit sehr variabel ist, werden scheinbar aufs Geratewohl zwischen den beiden Tochterzellen verteilt.

Zwar ist die zweite Teilung auch bei *Murex* und *Paludina* noch unregelmäßiger als die erste. Über die genaueren Chromatinverhältnisse bei *Murex* sind wir (von Stephan und Lams) sehr mangelhaft unterrichtet. Von *Paludina* wissen wir dagegen, daß ein Chromosom dabei ganz gesetzmäßig geteilt und zum Kernchen der Spermatide wird. So einen Prozeß konnte ich bei *Cerithium* nicht entdecken. Die Chromatinbrocken von wechselnder Größe und Zahl werden in unregelmäßiger Weise zwischen den Tochterzellen verteilt. In jeder Spermatide wird einer von ihnen zu einem Kernbläschen.

Wenn die Reifungsteilungen von *Cerithium* einen höheren Grad von Atypie aufweisen, als diejenigen von *Murex* und *Paludina*, so findet man in der Wachstumsperiode unverkennbare Anklänge an ursprüngliche Verhältnisse. Wie ich gezeigt habe, ist eine Anzahl der atypischen Auxocyten denselben Umwandlungen wie auch diejenigen der typischen Reihe unterworfen, so daß auch ein regelrechtes Bouquetstadium erreicht wird, wonach allerdings die Entartung der betreffenden Zellelemente einsetzt. Sicher handelt es sich in diesem Falle um eine atavistische Erscheinung.

Spermiogenese. Was die Produkte der Tätigkeit der Centriolen und deren Beziehungen zum Plasmakörper der Spermatide anbelangt, so scheint der Ausgangspunkt der Spermiogenese fast in allen näher untersuchten Fällen ein ähnlicher zu sein. Die Centriolen kommen an einen der Pole der Spermatide zu liegen und vermehren sich da gewöhnlich (bei *Conus* bleiben deren zwei). Hier geben sie einem Bündel von Cilien (bei *Conus* nur zwei) den Ursprung, in welchem man bald einen intraplasmatischen sowie einen extraplasmatischen Abschnitt unterscheiden kann.

Das weitere Schicksal der linearen Centriolenabkömmlinge kann ein verschiedenes sein. Bei *Cerithium* und scheinbar auch bei *Turritella* (Retzius 1906) bleibt der intraplasmatische Teil derselben verhältnismäßig kurz, während die extracellularen Cilien sehr lang erscheinen. Bei *Paludina* sind die Längenverhältnisse der beiden Abschnitte der Fäden umgekehrt: das centrale Fadenbündel durchzieht den langen wurmförmigen Körper des Spermatozoons, an dessen Hinterende viel kürzere

Cilien heraustreten. In den meisten Fällen werden die letzteren im Laufe der Spermiogenese vollständig in den Plasmaleib aufgenommen (*Murex*, Lams 1910; *Nassa*, *Tritonium*, Stephan 1903; *Strombus*, Reinke 1912). *Vermetus* nimmt insofern eine Sonderstellung ein, als bei ihm gewöhnlich von vornherein nur die intraplasmatischen Abschnitte der Fäden angelegt werden, während die extraplasmatischen nur ausnahmsweise erscheinen und bald in das Innere des Zelleibes rücken. In allen näher untersuchten Fällen scheinen die intraplasmatischen Fäden ursprünglich ein Achsenbündel zu bilden. Dieser Zustand persistiert bei *Cerithium*, *Conus*, *Vermetus*, *Paludina*. Bei andern Vertretern (*Murex*, *Nassa*, *Tritonium*, *Strombus*) nehmen diese Fäden eine periphere Lage ein.

Hat die atypische Spermiogenese eine phylogenetische Bedeutung, so dürfte man annehmen, daß die Verhältnisse bei *Cerithium* die primitiveren sind, da die intracellulären Teile der Achsenfäden im Vergleich zum extracellulären unbedeutend bleiben und auch im fertigen Samenkörper ein Centralbündel bilden.

Auch in andern Beziehungen weist die atypische Spermiogenese von *Cerithium* ursprünglichere Züge auf. So tritt hier das Chondriom noch in Form von kugeligen Körperchen auf, welche die Wurzel des Cilienbündels kranzförmig umgeben, wie es bei der Entwicklung der eupyrenen Spermien geschieht. Nach der Beschreibung von Retzius (1906), die sich auf die atypischen Spermien von *Turritella* bezieht, scheint dasselbe auch bei diesem Vertreter stattzufinden.

Der Anlauf zur Acrosombildung, welcher durch die Lage an dem vorderen Kernpole verraten wird, die das Idiozom vorübergehend annimmt, ist wohl als eine Reminiszenz an die entsprechenden Verhältnisse der typischen Spermiogenese von *Cerithium* aufzufassen.

Im Gegensatz zu den Angaben von Stephan (1903b) habe ich gezeigt, daß auch die reifen Spermien von *Cerithium* Chromatin besitzen, also zu den oligopyrenen gehören.

Cerithium und *Paludina* sind vorläufig die einzigen bekannten Arten, bei welchen das Vorderende des Centralbündels in eine permanente Verbindung mit dem Kerne der Spermatide tritt, was für die typischen Samenkorper bekanntlich die Regel ist.

Wie schon früher Stephan (1903b), so konnte auch ich die Entstehung von besonderen färbbaren Körnchen in der Spermatide, sowie deren Wanderung zur Peripherie verfolgen, wo sie sich zu einer Art von Kruste zusammenlegen. Der leider zu früh gestorbene französische Forscher hat das Verdienst die wahre Natur dieser Körnchen erkannt zu haben. Mit Recht weist er ausdrücklich darauf hin daß es keine Mitochondrien,

sondern paraplasmatische Stoffe seien, welche den viel mächtigeren Einschlüssen der atypischen Spermien andrer Prosobranchia entsprechen. Leider geriet die Schrift von Stephan in Vergessenheit, und später, bei der Beurteilung der ähnlichen Gebilde bei *Paludina*, entstanden Kontroversen, die sonst hätten erspart werden können. Ich will hier die Gelegenheit benützen, in dem Streite Duesberg—Perroncito Stellung zu nehmen; um so mehr, als ich das betreffende Objekt aus eigener Anschauung kenne.

In der atypischen Spermatide von *Paludina* hat Perroncito (1910) zweierlei körnige Plasmabestandteile unterscheiden können: 1. Körnchen, welche in Reihen längs des Centralbündels angeordnet sind (»Chondriosomen von Meves«). 2. Körnchen, welche die ganze peripherische Zone der Spermatide einnehmen (»Mitochondrien von Benda-Retzius«). Am besten wird der Unterschied zwischen den beiden Kategorien von Körnchen durch das Zusammenstellen der Fig. 53 und 54 von Perroncito veranschaulicht.

In seinem Sammelreferat über die Plastosomen usw. hat Duesberg (1912) diese Einteilung der körnigen Gebilde einer scharfen Kritik unterzogen. Erstens scheint es ihm unverständlich zu sein, wie Perroncito dazu gekommen ist, die von Meves bei *Paludina* beschriebenen Gebilde von den Mitochondrien von Benda zu unterscheiden. Zweitens ist es ihm unklar, was die »mitocondri die Benda-Retzius« sind, welche der italienische Autor auf seiner Fig. 54 darstellt. »Auf den ersten Blick könnte man glauben, daß es sich um wirkliche Plastosomen handelt, — das ist indessen nicht absolut sicher. Gegen diese Anschauung kann man zunächst einwenden, daß diese Elemente nur in der Spermatide erscheinen, während nach den Beobachtungen von Meves ... die durch ihr Endschicksal in der Spermatide charakterisierten Plastosomen schon in den Spermatogonien existieren und durch diese den späteren Generationen übermittelt werden; ferner die ... Analogie zwischen dem Schicksal der ‚condriosomi' und der Plastosomen oder ‚Mitochondrien' in der Spermatide.«

In seiner polemischen Schrift gegen Duesberg besteht Perroncito (1913) darauf, daß zwei distinkte Kategorien von Granulationen in den atypischen Spermatiden von *Paludina* vorhanden seien, und versucht, dieses durch das Zusammenstellen von Zitaten aus den Arbeiten von Meves und Benda zu beweisen. Die Frage nach dem genetischen Zusammenhang der beiderlei Gebilde läßt er allerdings offen. Duesberg (1913) erwiderte Perroncito, wobei er von neuem behauptete, daß »la distinction entre les deux catégories de granulations ... est purement hypothétique ...«

Versuchen wir die Frage nach der Bedeutung der Plasmaeinschlüsse der atypischen Spermatiden von *Paludina* ganz objektiv zu behandeln. In erster Linie wollen wir sehen, ob Meves, Benda und Retzius dieselben oder verschiedene Gebilde gesehen und beschrieben hatten, und ob Perroncito recht hatte, »les chondrosomes de Meves« einerseits, und »les mitochondres de Benda-Retzius« als distinkte Plasmabestandteile zu unterscheiden? Wenden wir uns zu denjenigen Stellen aus den Schriften von Meves und Benda, die von Perroncito (1913) als besonders bezeichnend angesehen werden.

Laut den Angaben von Meves (1900) »haben [die Mitochondrien] sich nach der zweiten Reifungsteilung an einer Stelle in der Nähe der Centralkörperstäbchen zusammengehäuft. Wenn nun die Stiele der aus den Stäbchen hervorgehenden Hanteln zu langen Fäden auszuwachsen beginnen, lagern sich die Mitochondrien diesen Fäden auf und *bilden Querbänder*, deren Anzahl um so größer wird, je mehr der intracelluläre Teil des Samenfadens an Länge zunimmt«. Von andern körnigen Einschlüssen der Spermatide ist bei Meves keine Rede.

Indem Benda (1903) die Technik von Meves kritisiert, behauptet er, daß der letztere »nur einen kleinen Bruchteil der Mitochondrien [in den oligopyrenen Spermien von *Paludina*] zu Gesicht bekommen hat«. »Ihre Verwendung ist im allgemeinen [von Meves] richtig erkannt, nur daß sie sich niemals an einer Stelle in der Nähe der Centrosomenstäbchen anhäufen, sondern während des ganzen Verlaufes der Metamorphose an der ganzen Zellperipherie fast gleichmäßig verteilt bleiben, aber vom ersten Beginn des ... Auswachsungsvorganges der Centralkörper an sich diesen in einem dicken ringförmigen Wulst auflagern und sich dann während der Verlängerung von dem centrosomalen Pol her immer wieder in neuen Ringwülsten anlagern. Letztere *wandeln sich* gegen den Kernpol der Centrosomstäbchen *durch Zusammensinterung in Querbänder um*, so daß wir in den Ringwülsten deren Anlage zu erblicken haben.«

Die soeben angeführte Stelle aus Benda, welche durch keine Abbildungen illustriert ist, läßt etwas an Klarheit zu wünschen. Vergleicht man die durch Sperrdruck von mir hervorgehobenen Stellen der angeführten Zitate von Meves und Benda, so erscheint der Schluß von Perroncito (1913), daß es sich in den beiden Fällen um ganz verschiedene Gebilde handle, berechtigt. Stellt man dagegen die in Kursiv gedruckten Äußerungen der beiden deutschen Forscher zusammen, so bekommt man den gerade entgegengesetzten Eindruck, da das Schicksal der fraglichen Körnchen in beiden Fällen das gleiche zu sein scheint (Querbänderbildung).

Einen Schlüssel zum Verständnis dieses Widerspruches liefert uns die Arbeit von Retzius (1905), aber besonders die schönen beigegebenen Abbildungen. Auf seiner Fig. 6 (Taf. XVIII) sehen wir den Raum zwischen dem »Achsenstrang« und der Zellperipherie mit Kügelchen vollgepfropft. Wer die atypischen Spermien von einer Anzahl anderer Vertreter der Prosobranchia kennt, wird über die Natur dieser Kügelchen keinen Moment in Zweifel sein: es sind die charakteristischen deutoplasmatischen Einschlüsse, wie sie von Brock (1887) bei *Pteroceras* und *Strombus*, von mir (1910) und Retzius (1912) bei *Aporrhais*, von mir bei *Vermetus* beschrieben, und von Retzius (1906) bei *Buccinium* abgebildet wurden. Auf ihre Unabhängigkeit von dem Chondriom hatte schon Stephan (1903b) hingewiesen und auf Grund meiner Beobachtungen an *Cerithium* kann ich seine Angaben vollauf bestätigen. Da nach Retzius (1905) diese Kügelchen Querbänder vortäuschen können, ist es kaum zu bezweifeln, daß die peripherisch liegenden »Mitochondrien« von Benda (1903) mit ihnen identisch sind. Retzius ist in dieser Beziehung sehr zurückhaltend und sagt: »Ob nun auch diese so massenhaft vorhandenen Körnchen der oligopyrenen Spermien von *Paludina* als Mitochondrien derselben Art wie die der andern gewöhnlichen, eupyrenen, Spermien anzusehen sind, ist jedenfalls noch nicht sicher eruiert worden.«

Was die Mitochondrien von Meves (1900) anbelangt, so sind sie sicher als ein Bestandteil des »Achsenstranges« von Retzius aufzufassen. Auf der Fig. 53 von Perroncito (1910) ist das richtige Chondriom, auf seiner Fig. 54 sind die deutoplasmatischen Kügelchen gefärbt worden. Der italienische Autor hat also vollständig recht, wenn er zwei Kategorien von Plasmakörnchen in den atypischen Spermien von *Paludina* unterscheidet. Aber wenn er seine »mitocondrî die Benda-Retzius« auch in den typischen Samenkörpern von *Paludina* und sogar der Säugetiere zu finden glaubt und sie gar als einen integrierenden Plasmabestandteil im allgemeinen aufzufassen scheint, so begeht er offenbar einen Irrtum. Diese für die atypischen Spermien der Prosobranchiaten so charakteristischen deutoplasmatischen Einschlüsse sind sonst in der Spermatogenese nur äußerst selten zu beobachten (vgl. meine vorhergehende Arbeit, 1913, S. 312). Ich finde also, daß die Kritik von Duesberg (1913) in bezug auf das Vorhandensein der »mitochondrî di Benda-Meves« in den typischen Spermatozoen eine ganz berechtigte ist. Auch der folgenden Äußerung des belgischen Autors stimme ich vollständig bei: »Les dénominations employées par l'auteur italien ne sont nullement justifiées et sont au contraire de nature à jeter la confusion dans la nomenclature.«

Das Chondriom.

Die häufigste Form der Plastosomen in den typischen Spermatocyten von *Cerithium* ist diejenige von unregelmäßigen Ringen, welche während der Zellteilung sehr ausgezogen sein können. Soviel ich weiß, ist ein solches Verhalten des Chondrioms nur von Meves (1900) für *Paludina* beschrieben worden. Ich benütze diese Gelegenheit, um die Richtigkeit der entsprechenden Angaben dieses Forschers zu bestätigen, um so mehr, als sie von Benda (1903) angezweifelt wurden. »Ich halte«, sagt der letztere, »nach meinen Präparaten seine Darstellung der ‚Doppelfäden' [d. h. der parallel verlaufenden Hälfte eines ausgezogenen Ringes] nur für die Schattenrisse mangelhaft konservierter stabförmiger Mitochondrien . . .« In diesem Fall hat Meves sicher recht. Dagegen stimme ich Benda bei, wenn er behauptet, daß die Produkte der Plasmosomen nie Bläschen, sondern solide Körper werden. (Es ist von den kugeligen Körperchen des hinteren Poles der Spermatide die Rede.) Die Beschreibung von Meves lautet nämlich folgendermaßen: »Die Mitochondrien der Spermatide sind auf dem Stadium der Fig. 30 noch von der letzten Reifungsteilung her in Doppelfäden angeordnet . . . Aus diesen Fäden gehen auf einem nächsten Stadium in einer nicht näher anzugebenden Art und Weise eine Anzahl kleiner Bläschen hervor . . .« Wie ich im speziellen Teile dieser Arbeit geschildert habe, sind die »Bläschen« von Meves, was *Cerithium* betrifft, kompakte Kügelchen, welche durch das Zusammenziehen von fadenförmigen Plastochondrien entstehen[1]).

Ich habe schon darauf hingewiesen, daß die Plastosomen auch auf denselben Stadien der Spermatogenese sehr verschieden aussehen können. So haben wir während der ersten typischen Reifeteilung neben Spermatocyten mit charakteristischen ringförmigen Plastokonten auch solche gefunden, die einfach fadenförmige Plastosomen hatten. Anderseits war in einigen Fällen auch ein netzförmiges Chondriom während der zweiten Reifeteilung anstatt der gewöhnlich auftretenden Ringe zu finden. Überhaupt habe ich den Eindruck gewonnen, daß das Chondriom, was die Beständigkeit und die gesetzmäßigen Veränderungen seiner Form anbelangt, mit dem Chromatin gar nicht verglichen werden kann. Diese Tatsache läßt sich vielleicht als ein Argument gegen die von einigen Autoren angenommene idioplasmatische Natur des Chondrioms verwerten.

Die netzförmige Anordnung des Chondrioms, die ich in der typischen Reihe während der zweiten Reifeteilung beobachten konnte (s. Fig. 91),

[1]) Die Verhältnisse bei *Paludina* sind genau dieselben, wie ich aus eigener Erfahrung behaupten kann.

ist um so mehr interessant, als bis jetzt nur wenige Fälle dieser Art bekannt geworden sind. So ist in erster Linie das Plastokontennetz in den Spermatocyten 1. Ordnung von *Apis mellifica* zu nennen (Meves 1907). Comes (1909) hat durch einen Vergleich von Präparaten der Knorpelzellen, die einerseits nach Benda, anderseits nach Golgi bearbeitet waren, bewiesen, daß der sogenannte »apparato reticolare« in diesem Falle ein Chondriom darstellt, dessen Verhalten er auch während der Teilung verfolgen konnte (»condriocinesi«, 1910). Zum selben Resultat sind auch Barinetti (1912) und Pensa (1913) für die Knorpelzellen gekommen[1]), Mislavsky (1913) für die Pancreaszellen. Auch Luna (1913) hat in den letzteren Anastomosen zwischen den fadenförmigen Plastosomen beobachtet. Unwillkürlich drängt sich immer mehr und mehr der Verdacht auf, daß in vielen Fällen der »apparato reticolare interno« nur eine spezielle Form des Chondrioms darstellt[2]), wie es zuerst von Meves (1907a) postuliert wurde. Weder die Form der beiderlei Gebilde noch die entsprechenden Darstellungsmethoden erlauben uns jedenfalls diese zwei Kategorien der Plasmabestandteile mit genügender Sicherheit auseinander zu halten. Was die Form anbelangt, so haben wir in einer Anzahl von Fällen ein netzförmiges Chondriom kennen gelernt. Anderseits mußte die Lembergsche Schule die Benennung »apparato reticolare interno« durch die indifferentere »Golgi-Kopscher Apparat« ersetzen, da das entsprechende Gebilde oft in der Form von unverzweigten Fäden erscheint (Nusbaum 1913), die auch für das Chondriom durchaus charakteristisch ist.

Was die Darstellungsmethoden anbetrifft, so besitzen wir keine, die uns in diesem Falle helfen könnte. Daß die Methode von Benda keine spezifische ist, wurde schon öfters hervorgehoben. Anderseits ist sie auch ziemlich launenhaft, wie mich die eigene Erfahrung lehrte. So können weder positive noch negative Resultate einer Benda-Färbung für oder gegen die Zugehörigkeit eines Plasmabestandteiles zum Chondriom entscheidend sein.

Nicht besser steht es auch mit der sogenannten »reazione nera« von Golgi-Veratti. Es sei hier in erster Linie auf die Beispiele von Duesberg (1912, S. 888) hingewiesen, aus welchen dieser Autor schließt, »daß, wenn

---

[1]) Meves (1910) und Duesberg (1910) haben in den Knorpelzellen ein Chondriom beschrieben, welches aus unverzweigten Plastokonten besteht. Vgl. auch Duesberg (1912). Nach meinen Befunden in den Spermatocyten von *Cerithium* wäre ich nicht erstaunt, wenn wenigstens zwei Formen des Chondrioms auch in den Knorpelzellen vorkämen.

[2]) Die Formen des sog. »apparato reticolare«, welche sich mit meinem Begriff Sphärodictium decken, werde ich im nächsten Kapitel besprechen.

ein Formelement der Zelle sich mit der Golgischen Methode schwarz färben läßt, dies noch lange kein Beweis dafür ist, daß es sich da um einen Netzapparat handelt«. In dieser Hinsicht ist die neulich erschienene Arbeit von Deineka (1914) interessant, welcher mit Hilfe des Silberverfahrens eine schöne Untersuchung über das Chondriom des Knochengewebes machte. Zwar glaubte er, durch das Abstimmen der Einwirkungsdauer der Fixierungsflüssigkeit (arsenige Säure) bald das Chondriom und den Netzapparat, bald nur den letzteren zur Darstellung bringen zu können. Aber in seinem Falle handelt es sich höchst wahrscheinlich um einen »Netzapparat«, welcher meinen Sphärosomen entspricht, die den Reagenzien gegenüber überhaupt viel resistenter sind als das Chondriom. Auf diese Weise wird auch durch dieses Kriterium von Deineka für die Unterscheidung des typischen »apparato reticolare« von den Plastosomen wenig gewonnen.

Daß die Osmiummethode von Kopsch und die Formol-Osmiummethode von Sjövall ebensogut unzweifelhafte Plastosomen als das Binnennetz zur Darstellung bringen kann, wurde schon zur Genüge von Duesberg (1912, S. 866) hervorgehoben. Die beiden Verfahren versagen als mikrochemische Reaktionen.

Es ist interessant, auch die Resultate zu vergleichen, zu welchen einige Forscher bezüglich der chemischen Natur des Chondrioms einerseits und des »apparato reticolare« anderseits gekommen sind. Regaud, Fauré-Fremiet und andere (nähere Angaben s. bei Duesberg 1912, S. 609) sind darin einig, daß das Chondriom aus zwei Substanzen besteht: einer albuminoiden oder protoplasmatischen Grundlage, gebunden mit einer lipoiden Substanz. Nun findet Weigl (1912), daß der »apparato reticolare« der Wirbeltiere, also in seiner typischen Form, aus einer zusammengesetzten Substanz, vielleicht einem Lecithinalbumin, gebildet wird. Auch die chemische Zusammensetzung der beiden Gebilde, soweit wir beurteilen können, spricht eher für, als gegen die Identität der letzteren.

Meves (1910a) hat die Vermutung ausgesprochen, daß der Netzapparat aus einer paraplastischen Differenzierung der Plastosomen hervorgehen könnte. Auch Weigl kommt (1912), nach einer eingehenden Analyse der entsprechenden Tatsachen, zum Schluß, »daß es von vornherein nicht ausgeschlossen ist, daß zwischen diesen zwei Strukturen ein genetischer Zusammenhang existieren könnte, daß also diese Strukturen vielleicht phylogenetisch oder auch ontogenetisch zusammengehören. Einer solchen Annahme, sagte er, »können wir nichts entgegenhalten; die Resultate meiner Untersuchungen machen sie eher plausibel«. Ich habe das

Gefühl, daß der deutsche und der polnische Forscher auf dem richtigen Wege zum Verständnis der wahren Natur des Binnennetzes sind, obwohl ich Deineka (1914) beistimme, wenn er dieses als eine Frage betrachtet, die kompliziert und für eine endgültige Entscheidung noch nicht spruchreif ist.

»Einer der wichtigsten Punkte des Apparatstudiums . . . bleibt also die Erforschung des Entstehens dieser Bildungen in dem sich entwickelnden Organismus«, sagt Weigl, und darin bin ich mit ihm völlig einverstanden. Die Erforschung der Cytogenese wird uns wohl am ehesten den Schlüssel zum Verständnis der Binnennetznatur liefern. In dieser Beziehung wäre die Verfolgung des typischen »apparato reticolare« der Nervenzellen möglichst weit in der Richtung der indifferenten embryonalen Zellen eine vielversprechende Aufgabe. Es ist kaum nötig zu betonen, daß man dabei mit verschiedenen Methoden parallel arbeiten sollte, um eine Verwechslung der einzelnen Bestandteile des Plasmas nach Möglichkeit zu vermeiden.

Leider hat Weigl einen schwierigeren Weg eingeschlagen, indem er mit der Untersuchung des Binnennetzes in den Geschlechtszellen angefangen hat. Dabei ist er auch einer Verwechslung zum Opfer gefallen, indem er Bestandteile des Centralapparates mit dem »apparato reticolare« identifizierte, worüber ich Näheres im folgenden Kapitel berichten werde.

Die Statosphäre.

In meiner vorhergehenden Abhandlung (russisch 1912, deutsch 1913) habe ich versucht, zu zeigen, daß in vielen von mir zusammengestellten Fällen ein Komplex von dreierlei Bildungen zu beobachten war: einem Centriol, einem Idiozom und peripheren Stäbchen oder Fäden (Sphärosomen), an deren Stelle eine Kapsel (Sphärotheca) oder ein Netz (Sphärodictium)[1]) auftreten können. Ich hatte damals diesen Komplex mit dem Namen »Statosphäre« belegt.

Seitdem habe ich sowohl in der früheren Literatur als auch in manchen neulich erschienenen Arbeiten weitere Angaben über das Vorhandensein einer Statosphäre in verschiedenen Zellen gefunden. So will ich hier meine diesbezügliche historische Übersicht vervollständigen bzw. fortsetzen.

Im Plasma der Hodenzellen (scheinbar Spermatogonien) des Regenwurms konnte v. Erlanger (1896) auf Macerations- sowie Schnittpräparaten ein Gebilde finden, welches von ihm »Nebenkern« genannt wird.

[1]) Diesen Terminus möchte ich jetzt einführen.

Aus seiner Beschreibung und noch mehr aus seinen Abbildungen ist zu entnehmen, daß er es in manchen Fällen mit einer Statosphäre zu tun hatte (s. seine Fig. 9 und 10, 15: meine Textfig. 1). Das central liegende Körnchen hält der Verfasser für ein »Centrosom« [Centriol]. An der Peripherie des Gebildes ist eine deutliche Sphärotheca zu sehen.

Fig. 1.

Meves (1900) hat zweifellos ein von einer Sphärotheca (bzw. von Sphärosomen?) umgebenes Idiozom in den typischen Spermatocyten 1. Ordnung von *Paludina* gesehen, wie seine Fig. 5—9 beweisen. Im Text finden wir aber nichts darüber.

D'Hollander (1902) findet in Vogeloocyten (bei *Parus major*) mitten in der »masse vitellogène« einen kleinen Körper, von einer körnigen Membran umgeben, welchen er für einen »noyau vitellin« hält und in dessen Innerem ein Centralkörperchen steckt (s. seine Fig. 1). In jungen Oocyten von *Muscicapa grisola* beobachtete er in der Nähe des Kernes »de fins granules, des bâtonnets lisses ou moniliformes, droits ou recourbés de petites masses ayant une structure trabéculaire (s. seine Fig. 4), de petites vésicules à contours chromatiques et remplies comme d'un liquide clair«[1]) (s. seine Fig. 5). Nach den Abbildungen zu urteilen, scheint es sich da um die Bestandteile der Statosphären zu handeln.

Sjövall (1906) findet bei der Behandlung von Hühnerembryonen (vom 5. Tage an) mit dem Perenyi-Gemisch und der Schnitte mit Eisenhämatoxylin und Erythrosin, an einem Kernpole der Ganglienzelle eine rosa Masse, die ein schwarz gefärbtes Centralkörnchen enthält. In Embryonen, die mit der Formaldehyd-Wasser-Osmiumsäure-Methode behandelt waren, findet er an der Stelle, die in den obigen Präparaten die rosa Masse enthielt, einen in seinen Abbildungen ziemlich undeutlichen Haufen von regellos zusammenliegenden Stäbchen (vgl. seine Fig. 20 und 21), die er als Homologa des Netzapparates der erwachsenen Zelle betrachtet.

Nach einer sorgfältigen Untersuchung kommt der Verfasser, scheinbar mit vollem Rechte, zum Schluß, daß das erwähnte Centralkörperchen ein Centriol ist. Dann stellt die umgebende rosa Masse ein Idiozom dar, die an seiner Peripherie zerstreuten, mit Osmiummethoden nachweisbaren Stäbchen — die Sphärosomen. Wir haben also höchst wahrscheinlich eine komplette Statosphäre vor uns.

---

[1]) Im letzteren Fall haben wir es wahrscheinlich mit einem zersprengten Idiozom. mit Teilen der Sphärotheca zu tun. Vgl. meine Fig. 34 für *Cerithium*.

Manchen Abbildungen (besonders seiner Fig. 27—29, Bouquetstadium) von Popoff (1907) entnehme ich, daß er in den Oocyten 1. Ordnung von *Paludina* Bestandteile der Statosphäre (Sphärosomen) gesehen hat. Er hält sie aber für Chromidien, die aus dem Kerne stammen. Die Masse der Sphärosomen nimmt im Laufe der Wachstumsperiode zu (s. seine Fig. 35, 42, 43, 46, 50). Während der Dotterbildung werden sie im Plasma zerstreut (vgl. unten Weigl, Golgi-Kopschscher Apparat bei demselben Objekt).

Höchst interessant sind die Beobachtungen von Mlle Loyez (1909), welche unter dem Namen »corps vitellin« in den Oocyten 1. Ordnung von *Pyrrhocoris apterus* eine typische Statosphäre beschreibt. In den Oocyten 12—30 μ im Durchmesser fand sie im Plasma eine kleine Kugel, die homogen erscheint. Die Verfasserin glaubt aber, daß diese schon jetzt ein Centriol enthält, welches wegen der starken Färbbarkeit des »corps vitellin« unsichtbar ist. In den größeren Oocyten (Längsachsen 30—130 μ) wächst der »corps vitellin« und büßt teilweise seine Färbbarkeit ein; »on peut alors facilement voir à l'intérieur une granulation centrale plus foncée, qui devient de plus en plus nette. A la périphérie une zone également plus colorée simule une sorte de membrane« (Textfig. 2 *c'v'*). In den Oocyten, deren Durchmesser 250—400 μ mißt, soll der Zerfall des Gebildes stattfinden. »Le corpuscule central s'étale, devient moins colorable; le corps vitellin tout entier se fragmente, et ses fragments ne tardent pas à s'éloigner les uns des autres et à perdre de leur colorabilité« (Textfig. 3).

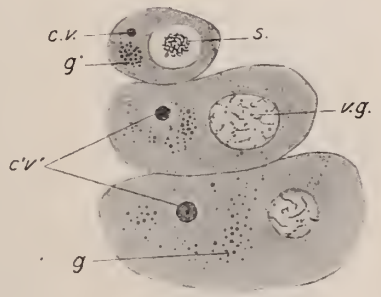


Fig. 2.

Fig. 3.

Joseph (1910) hat im Plasma der Amöbocyten von *Lumbricus* besondere Strukturen beschrieben, die er ohne zu präjudizieren, »Centralkörper« nennt. Es handelt sich um kugelrunde bzw. ellipsoide Gebilde, deren Außenkontur von einer deutlich färbbaren Membran gebildet wird. Die letztere soll auch bei Anwendung stärkster Kombinationen keinerlei Durchbrechung erkennen oder erschließen lassen. »Das Innere des Körperchens erscheint je nach dem Extraktionsgrad des Präparates (Heiden-

HAIN E.H.) blasser oder tiefer grau gefärbt und enthält ein überaus deutliches und verschieden reich entwickeltes Gerüst, das je nach dem Extraktionsgrad des Präparates aus dickeren oder zarteren Balken zusammengesetzt erscheint ... Das Gerüst ist wie die Membran stark färbbar ... Der größte Teil des Netzwerkes scheint sich mehr oberflächlich zu befinden und der Membran dicht anzuliegen ...« Das Gebilde ist von einer besonderen Plasmaschicht umgeben, die einen radiären Bau aufweist und sich durch seine dunklere Färbung von der Umgebung abhebt (Textfig. 4). Die Strahlung ist senkrecht zur Oberfläche des »Centralkörpers« orientiert.

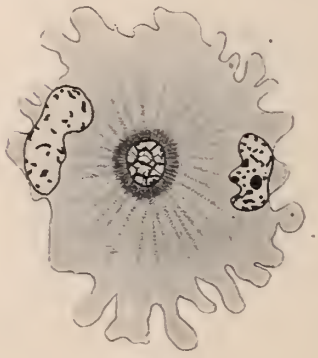


Fig. 4.

Nach ausführlichen Erwägungen, ob seine »Centralkörper« als ein Centrosom oder ein Centriol aufzufassen sind, stellt sich JOSEPH auf den letzteren Standpunkt.

Obgleich dieser Forscher nicht imstande war, im Inneren des »Centralkörpers« Centriolen zu entdecken, ist es kaum zu bezweifeln, daß es sich um eine Statosphäre handelt, wobei die »Membran« und das »Netzwerk« das äußere Concentrum derselben bilden. In dieser Beziehung ist es interessant, daß SCHNEIDER (1902) in den Phagocyten von *Lumbricus* einen »Diplochonder« [= Centriole] findet, »auf welchen die Fäden des Gerüsts radial einstrahlen«.

WEIGL (1912) untersuchte die Spermatiden von *Helix* und *Cavia* unter Anwendung der Methode von KOPSCH. Bei *Helix* fand er die stäbchenförmigen Elemente des Nebenkernes wieder [Sphärosomen], die er ohne jeglichen Grund »GOLGI-KOPSCHscher Apparat« nennt. Die Sphärosomen »schmiegen sich dicht an die Mitochondrienhülle [des in Bildung begriffenen Spermatozoons] und werden in dem Grade, wie das ganze Mittelstück sich verdünnt, auch immer dünner, bis sie schließlich dem Anschein nach ganz verschwinden«. Der Verfasser ist aber geneigt, zu vermuten, »daß in diesem Falle die Substanz des Apparates ganz einfach einer äußerst starken Kondensation unterliegt ...«

Bei *Cavia cobaja* konnte dagegen dieser Forscher eine nach ihm dem obigen Gebilde homologe, aus Stäbchen bestehende Struktur auch in reifen Spermien finden, wobei diese in einer Plasmaanschwellung des Mittelstückes liegt. Da die Herkunft des »GOLGI-KOPSCHschen Apparates« in diesem Falle nicht näher untersucht wurde, kann ich mich über dessen

Natur nicht kategorisch aussprechen. Doch glaube ich, es handelt sich auch hier um Sphärosomen.

In den jungen Oocyten verschiedener Wirbeltiere (Maus, Kaninchen, Meerschweinchen, Katze, *Proteus*, *Triton*) soll nach Weigl der »Apparat« einen Teil des Dotterkerns ausmachen. Er unterscheidet sich zuerst in nichts von dem entsprechenden Gebilde der Spermatocyten, nimmt aber während der früheren Phasen der Wachstumsperiode an Volumen zu und wird komplizierter. Dann soll er in kleinere Fäden zerfallen, die sich in der ganzen Zelle zerstreuen. Es ist kaum möglich, das Schicksal dieser Fäden bei Wirbeltieren genau zu verfolgen, da sie mit den Mitochondrien leicht zu verwechseln sind.

Besser steht es in dieser Beziehung mit dem »Apparat« der weiblichen Geschlechtszellen von *Helix*. Da ist er schon in den jungen Oocyten stark entwickelt, gleicht auch vollkommen dem Nebenkern der männlichen Keimzellen von derselben Größe. Während des Wachstums der Oocyte vergrößert sich der »Apparat«. In späteren Stadien zerfällt er dann in einzelne kleine Netzgruppen und gesondert liegende Fäden. Im weiteren Verlauf der Wachstumsperiode zerfällt der »Apparat« in einzelne kleine Partikelchen, die sich dann im ganzen Ei verteilen.

Weigl kommt zum Schluß, »daß der Golgi-Apparat der Geschlechtszellen mit den Pseudochromosomen, Centralkapseln und Archoplasmaschleifen identisch ist, auch denjenigen Nebenkernen der Wirbellosen, die keine Mitochondrienkörper sind, z. B. denen von *Helix*, vollkommen entspricht, dann auch einen, und zwar beträchtlichen (peripheren) Teil des Idiozoms (Nebenkern, Dotterkern der Geschlechtszellen) der Wirbeltiere ausmacht«.

Demoll (1912a) hat die Sphärosomen in den Spermatocyten von *Helix* gesehen und schildert sie als »eine Anzahl von etwa bananenförmigen, stark färbbaren Stäbchen«, deren Zahl 17—23 war. Er nennt sie »Nebenkern«. In den Oocyten soll dasselbe (?) Gebilde »meist nur durch eine intensive Verdunkelung des Plasmas bemerkbar« sein. In einem Falle fand er »abseits vom Kern eine starke Plasmastrahlung ohne Centralkorn. In diesen Strahlen waren in gleichem Abstand vom Centrum nicht sehr regelmäßige, dunkel tingierbare Körnchenanhäufungen eingelagert, die jedoch deutlich eine paarige Anordnung zeigten«.

Levi (1912, 1912a) beschreibt in den jungen Oocyten von *Geotriton* und in den Gonocyten von *Bufo* unter dem Namen »sfera attrattiva« eine Statosphäre, die derjenigen der Spermatocyten des ersteren Tieres (Terni, 1912) ganz ähnlich aussieht. Zwar hat er keine Centriole gesehen, dafür aber das Idiozom und die Sphärosomen (»dittosomi di Perron-

CITO«). Auch in den Elementen des Pancreas (Textfig. 5) und der Glandulae linguales bei *Geotriton* findet derselbe Autor (1912b) einen »Nebenkern« [Statosphaera], in dem das Idiozom und die Sphärosomen deutlich zu unterscheiden sind.

Die Angaben von v. BERENBERG-GOSSLER (1912a) bezüglich der Anwesenheit einer Statosphäre in den Urgeschlechtszellen von Vogelembryonen habe ich schon (1912, 1913) auf Grund seiner vorläufigen Mitteilung (1912) teilweise referiert. Es seien hier nur seine mit der GOLGIschen Methode gewonnenen Resultate hinzugefügt. In den Urkeimzellen »sieht man in der Zellgegend, in welcher die Centralkörper zu liegen pflegen, eine aus größtenteils recht dicken ... anastomosierenden Fasern bestehende, meistens geschlossene Gitterkapsel«. Die Anwesenheit von entsprechenden Gebilden konnte auch in anderen Geweben nachgewiesen werden, unter anderem in den Blutzellen.

Fig. 5.

BARINETTI (1912) beobachtete in den Elementen verschiedener Gewebe (Knorpel, Plasmazellen, Nierenepithel, Cornea) beim Huhn und Meerschweinchen einen kleinen »apparato reticolare«, welcher eine begrenzte Region in der Nähe des Kernes einnimmt (GOLGIsche Methode und deren Modifikationen). Wie der Vergleich solcher Präparate mit denjenigen, die mit Hämatoxylin gefärbt waren, zeigte, liegt im Inneren des »apparato« ein Idiozom mit zwei Centralkörperchen (s. z. B. Textfig. 6, Knorpelzelle von Huhnembryonen; *a* = GOLGI-, *b* = Eisenhämatoxylinfärbung). In den Knorpelzellen von Huhnembryonen konnte die Natur der Centralkörperchen genau festgestellt werden: es sind Centriolen, die während der Zellteilung die Spindelpole bilden. Auch eine Art von »dittocinesi« kam im letzteren Fall zum Vorschein. In allen obigen Elementen handelt es sich zweifelsohne um eine komplette Statosphäre, deren peripherer Bestandteil durch den »apparato di GOLGI« vertreten ist.

Fig. 6.

Durch den Vergleich der Figuren von v. BERGEN (1904) mit denjenigen von BARINETTI gewinnt man die Überzeugung, daß auch der

erstere Autor unter dem Namen »Netzapparat« ein Sphaerodictium in verschiedenartigen Elementen bei Hund und Katze beschrieben hatte (Prostataepithel, Fig. 13—24; Schweißdrüsenepithel, Fig. 25—29; Epithel des Pancreas, Fig. 32; weiße Blutkörperchen, Fig. 35 und 36; Endothel, Fig. 54; Bindegewebe, Fig. 39—43; Knorpel, Fig. 44—53). Mulon (1912) findet in den Epithelzellen der Nebennieren des Igels den »Netzapparat« von Pilat (1912) wieder. ». . . cette formation occupe un espace circulaire ou mieux sphérique, au contact du noyau.« Dieser Autor glaubt aber nicht, wie Pilat, daß es sich um ein Netz um die »Sphäre« herum handelt.

Es scheint mir höchst wahrscheinlich zu sein, daß die von Schilling-Torgau (1912) dargestellten »idiozomartigen Innenkörper« der Promyelocyten aus Knochenmark sowie der Elemente der Cornea beim Kaninchen, Statosphären sind. Dabei wären die sog. Guarnieri-Körper im letzteren Fall als Sphärosomen aufzufassen.

Pensa (1913) findet in den Knorpelzellen der Katze und des Meerschweinchens, außer dem großen Netze, welches in der ganzen Zelle ausgebreitet ist, ein viel kleineres, das er Netzapparat von Bergen nennt. Er konnte sich überzeugen, daß dieser letztere Apparat gerade den Raum umfaßt, wo die »Centrosomen« liegen. Es handelt sich also höchst wahrscheinlich um ein Sphärodictium. Während des Ossifikationsprozesses soll der Apparat von Bergen sich bedeutend ausbreiten.

Manche Stellen aus der Arbeit von Champy (1913) lassen vermuten, daß er bei den Batrachiern komplette Statosphären vor den Augen hatte. »On observe souvent [in den Spermatogonien 2. Ordnung von *Bombinator*] un certain nombre de filaments mitochondriaux [Sphärosomen] accolés au centrosome [Idiozom], puis autour d'eux une zone claire où se trouvent des canalicules [?], puis une zone externe où les mitochondries [Chondriom] sont plus condensées« (s. besonders seine Fig. 186). Dieselben Verhältnisse findet er auch in den Spermatocyten 1. Ordnung und glaubt, daß die in unmittelbarer Nähe des Idiozoms liegenden »Mitochondrien« den sogenannten »Centralkapseln« entsprechen.

Eine wertvolle Untersuchung über die Statosphäre in den männlichen Keimzellen von *Geotriton fuscus* verdanken wir Terni (1914). In den ruhenden Spermatogonien und Spermatocyten beobachtete er eine Struktur, die aus einem Idiozom mit Centriolen darin und mit gebogenen Stäbchen (»dittosomi«, »formazioni periidiozomische«) an der Oberfläche bestand. Die Centriolen werden dadurch identifiziert, daß sie an der intraidiozomatischen Bildung der Centralspindel teilnehmen.

Die Sphärosomen (»dittosomi«) bleiben beinahe unverändert in der ruhenden Zelle, zerfallen aber beim Beginn der Prophase in Körnchen

(erste und zweite Reifeteilung). Diese Körnchen scheinen sich während der Caryokinese zu erhalten, indem sie am Pole (und am Äquator?) der achromatischen Figur lagern. Nach jeder der beiden Reifeteilungen werden die Sphärosomen um das Idiozom herum wiederhergestellt. — Im Laufe der Spermiogenese verschwinden die Sphärosomen. Ohne es beweisen zu können, rechnet der Verfasser mit der Möglichkeit, daß sie mit der Wand des Idiozombläschens, welches dem Acrosom Ursprung gibt, verschmelzen.

Wie im speziellen Teile dieser Arbeit dargestellt wurde, konnte ich sowohl in der typischen, als auch in der atypischen Entwicklungsreihe der männlichen Keimzellen von *Cerithium* das Vorhandensein einer Statosphäre feststellen. Als Ausgangsform des peripherischen Bestandteiles derselben betrachtete ich diejenige einer Sphärotheca, wie sie immer in den ruhenden Spermatogonien sowie öfters auch in den Spermatocyten auftritt. Im Beginn der Zellteilung wird diese Sphärotheca gesprengt; die Sphärosomen sehen zuerst wie Teile einer sphärischen Oberfläche aus, im Laufe der Caryokinese werden sie zu Stäbchen, die sich zwischen den beiden Toehterzellen verteilen und während der Interkinese sowie in der Spermatide sieh um das Idiozom herum versammeln und eine Sphärotheca rekonstruieren. Es findet also eine Art von »Dictiokinese« im Sinne von Perroncito statt, die aber bei weitem nicht so regelmäßig verläuft, wie es bei *Paludina* und den Pulmonaten der Fall ist.

Wollen wir jetzt sehen, welche Auffassungen über die Natur der Sphärosomen ausgesprochen wurden, seitdem ich die früheren zusammengestellt und meine eigene entwickelt habe (1912).

Soviel ich weiß, stellte sich nur Demoll (1912a) auf den alten Standpunkt von Goldschmidt und Popoff, indem er die uns interessierenden Elemente (seinen »Nebenkern«) vom Kerne ableitet. Diese Meinung beruht zweifellos auf einem Mißverständnis: Demoll läßt seinen »Nebenkern« während des Bouquetstadiums in den Auxocyten entstehen. Dies ist sicher unrichtig. Das Gebilde ist bei den Pulmonaten nicht nur in Spermatogonien, sondern auch in Gonocyten vorhanden, wie ich nach eigenen Beobachtungen an *Limneus* feststellen konnte[1]).

Für die Identität der Sphärosomen (Diktyosomen) der männlichen Keimzellen bei *Paludina*, wie sie von Perroncito (1910) beschrieben wurden, mit Chondriosomen, hat sich Comes (1913) ausgesprochen. Dabei

[1]) So wird auch die Demollsche Theorie der geschlechtsbestimmenden Ursachen hinfällig, deren Basis die Annahme war, der »Nebenkern« im Bouquetstadium entstehe, just wenn die sichtbare Geschlechtsdifferenzierung der Auxocyten einsetzt.

stützt er sich hauptsächlich auf die Ähnlichkeit der von ihm geschilderten »Chondriokinese« mit der »Diktyokinese« von Perroncito. Ich kann Perroncito (1913a) nur beistimmen, wenn er in seiner Erwiderung an Comes sagt, es handle sich in beiden Fällen um total verschiedene Sachen[1]). Auch Champy (1913) nennt »mitochondries« Elemente, die höchst wahrscheinlich Sphärosomen sind.

Fauré-Fremiet (1912) versuchte, das Sphärodictium von Perroncito auf einen Silberniederschlag zurückzuführen. Dieses trifft entschieden nicht zu; wir kennen doch jetzt eine Menge von Homologa des »apparato reticolare« von *Paludina*, die z. B. mit der E.H.-Methode dargestellt wurden. Auch konnte ich die obige Struktur auf Präparaten, die nach Benda hergestellt waren, deutlichst unterscheiden.

Duesberg (1912) vermutete, daß der »apparato reticolare« von Perroncito dem Idiozom von Meves entspreche, und die »dittosomi« nur Fragmente des letzteren seien, die sich durch die Methode von Golgi ganz besonders elective zur Ansicht bringen lassen. Aus meinen früheren Ausführungen (1913) ist es leicht zu ersehen, daß ich diesen Standpunkt nicht teilen kann (vgl. auch Terni 1914, S. 70, Fußnote).

Nun kommt eine längere Liste der Autoren, welche das äußere Concentrum der Statosphäre mit dem »apparato reticolare interno« von Golgi identifizieren (Berenberg-Gossler 1912a; Heidenhain 1912; Mulon 1912; Weigl 1912; Barinetti 1912; Perroncito 1912, 1913, 1913a; Nusbaum 1913; Pensa 1913; Deineka 1914). Jetzt wie vor sehe ich mich verpflichtet, gegen eine solche Annahme meine Stimme zu erheben. Vorläufig haben wir absolut kein Recht zu behaupten, daß der »apparato reticolare interno« in seiner typischen, in den Nervenzellen von Golgi ursprünglich beschriebenen Form, etwas mit den Sphärosomen zu tun hat. Wie ich in meinen früheren Publikationen (1912, 1913) zur Genüge begründet zu haben glaube, bilden die Sphärosomen (bzw. Sphärotheca und Sphärodictium)

[1]) Warum ich zu diesem Schlusse komme, ist leicht aus dem entsprechenden Kapitel meiner vorhergehenden Arbeit zu ersehen, um so mehr als nach den Arbeiten von Barinetti (1912) und Pensa (1913) kaum zu zweifeln ist, daß Comes (1909, 1910) tatsächlich mit einem Chondriom zu tun hatte. Aber welcher Ideengang Perroncito zu dieser Behauptung geführt hat, bleibt mir unklar. Entweder hat Comes bewiesen, daß das Netzwerk der Knorpelzellen ein Chondriom sei, wie ich annehme; dann decken sich unsere Ansichten. Aber wie kann man in diesem Fall behaupten: »[Comes] non ci la dimostrato nullo«. Oder diese letztere Behauptung ist richtig, dann hat Perroncito kein Recht mehr, zu erklären, daß die von ihm und von Comes beschriebenen Gebilde Verschiedenes seien. Dann gehören sie doch beide zur Kategorie des »apparato reticolare interno«.

eine besondere morphologisch präzis definierbare Kategorie von Gebilden, für die die Beziehungen zum Centralapparat der ruhenden Zelle höchst charakteristisch sind. Eine gewisse Garantie dafür, daß ich dabei recht hatte, gewährt uns der Umstand, daß Terni (1914) in einer Schrift, die nach den meinigen, aber ohne Kenntnis derselben, redigiert wurde, zu demselben Resultat kommt wie ich. Auch er hält die unter den verschiedensten Namen gelegentlich beschriebenen Gebilde, die an der Peripherie des Idiozoms liegen, für homolog und schafft für sie einen neuen Begriff — periidiozomatische Bildungen —, der sich mit dem meinigen — Sphärosomen (bzw. Sphärotheca, Sphärodictium) vollkommen deckt. Es genügt sein Kapitel: »Idiozoma e formazioni periidiozomiche« mit dem meinigen (1912, 1913): »Der sogenannte Nebenkern der Pulmonaten und seine Homologa« zu vergleichen, um zu sehen, daß unser Ideengang genau derselbe gewesen ist, daß wir durch dieselben Tatsachen gezwungen waren, zu einem bestimmten Schluß zu kommen. Unsere historischen Übersichten berücksichtigen im großen ganzen dieselben Literaturangaben, nur hier und da ergänzen sie sich gegenseitig. Und doch scheint Terni unter dem Bann des Terminus »apparato reticolare« zu sein, den er hie und da, ohne jeglichen Grund, für seine »formazioni idiozomiche« benützt.

In der Tat, warum sollten wir die letzteren so nennen? Sozusagen aus philologischen Gründen? Aber in den meisten Fällen haben wir da überhaupt kein Netz, sondern entweder einzelne »Sphärosomen« oder eine »Sphärotheca«. Nun weiter! Die periidiozomatischen Bildungen und der »apparato reticolare« von Golgi sind entweder verschiedene, oder gleiche Dinge. Im ersteren Fall wird eine gemeinsame Benennung der beiderlei Bildungen nur eine Konfusion herbeiführen. Im letzteren sollte man den Terminus »apparato reticolare interno die Golgi« überhaupt fallen lassen und dafür einen neuen: »der Platnersche Apparat« einführen[1]), wenn man gegen den verdienstvollen deutschen Forscher nicht unbillig sein möchte.

In meiner vorhergehenden Abhandlung habe ich die Frage nach der Entstehung des Golgischen Netzapparates aus den Sphärosomen erörtert. Vielleicht sprechen die von Pensa (1913) angegebenen Fälle, in welchen sein kleinerer »apparato di Bergen« [Sphärodictium] sich im Zellkörper stark ausbreitet, für eine solche Annahme. Nach wie vor bin ich aber der Meinung, daß in diesem Fall die größte Zurückhaltung angemessen ist,

[1]) Ich habe schon (1913) auseinandergesetzt, warum die von Platner selbst gebrauchte Benennung »Nebenkern« unbequem und irreführend gewesen wäre.

desto mehr, als ein genetischer Zusammenhang des Golgischen Apparates mit dem Chondriom auch von denen für plausibel gehalten wird, die stark dazu neigen, den »Apparat« für eine Bildung sui generis zu halten (Weigl 1912; Nusbaum 1913). Nun bin ich fest überzeugt, daß die Sphärosomen mit dem Chondriom nichts zu tun haben.

Wie es auch sein mag, sind die perüdiozomatischen Gebilde verhältnismäßig so leicht zu identifizieren, daß es ganz verkehrt wäre, sie einem so vag gewordenen Begriff (Golgi-Kopschscher Apparat) subsumieren zu wollen.

In der letzten Zeit war öfters von der Ubiquität des »apparato reticolare« (die perüdiozomatischen Strukturen inbegriffen) die Rede (z. B. Perroncito 1910; Weigl 1912; Nusbaum 1913). Wenn wir uns die entsprechende Frage bezüglich der perüdiozomatischen Gebilde stellen, so können wir konstatieren, daß diese in den verschiedensten Zellenkategorien beschrieben wurden. In der folgenden Liste sind nur die ganz sicheren Fälle zusammengestellt[1]).

1. Urgeschlechtszellen bzw. Gonocyten. Vögel (v. Berenberg-Gossler, 1912a). Amphiben (Levi, 1912a). Pulmonaten (ich, unpubliziert).

2. Männliche Keimzellen. Regenwurm (v. Erlanger, 1896). Pulmonaten (Platner, 1889; Hermann, 1891; Murray, 1898; Prowazek, 1901; Popoff, 1907; Soós, 1911; Demoll, 1912a; Weigl, 1912). Prosobranchier (Meves, 1900; Perroncito, 1910; Kuschakewitsch, 1912; Reinke, 1912). Amphibien (Hermann, 1891; Meves, 1896; Heidenhain, 1900; Terni, 1912, 1914; Champy, 1913). Säuger (Sjövall, 1906a; Weigl [*Cavia?*], 1912).

3. Weibliche Keimzellen. Pulmonaten (Weigl, 1912). Prosobranchier (Popoff, 1907). Wanzen (Loyez, 1909). Vögel (D'Hollander, 1902). Säuger (Holmgren, 1900; v. Winiwarter, 1900; V. der Stricht, 1904).

4. Drüsenepithelzellen. a) Nebenniere: Säuger (Pilat, 1912; Mulon, 1912). b) Niere: Säuger (Barinetti, 1912). c) Pancreas: Säuger (v. Bergen, 1904); Amphibien (Levi, 1912b). Schweißdrüsen, Prostata: Säuger (v. Bergen, 1904).

5. Endothelien (Säuger). a) Blutgefäßendothel (v. Bergen, 1904); b) Descemetsche Membran (Ballowitz, 1900; Zawarsin, 1909; Deineka, 1912).

---

[1]) Ein großer Teil der hier berücksichtigten Werke ist in dem Literaturverzeichnis meiner vorigen Abhandlung (1913) zu finden.

6. Bindegewebe. Säuger (v. Bergen, 1904; Deineka, 1912, 1914).
7. Knorpel. Säuger (Barinetti, 1912; Pensa, 1913).
8. Plasmazellen. Säuger (Barinetti, 1912).
9. Cornea. Säuger (Barinetti, 1912; v. Schilling-Torgau, 1912).
10. Blutkörperchen. Regenwurm (Joseph, 1910). Säuger (v. Bergen, 1904; v. Berenberg-Gossler, 1912a).
11. Nervenzellen. Vögel (Sjövall, 1906).

Indem man diese Liste durchmustert, kommt man in Versuchung, die Ubiquität der periidiozomatischen Bildungen zu proklamieren. Und doch bin ich gleich imstande, Elemente anzuführen, wo diese sicher fehlen können.

Weigl (1912) ist zum Schluß gekommen, daß der »Golgi-Kopschsche Apparat« [Sphärosomen] auch in reifen Spermatozoen von *Cavia* vorhanden ist. Dabei weist er mit einer weisen Zurückhaltung darauf hin, »daß es vorläufig noch verfrüht wäre, an diese Entdeckungen irgendwelche weitgehende Spekulationen betreffs der Bedeutung, die diesen Strukturen bei der Befruchtung, eventuell Übertragung von Erbanlagen zukommen könnte, zu knüpfen. Hier ist besondere Vorsicht geboten. Vorerst muß ja noch bewiesen werden, ob wir es da mit einem den Spermatozoen aller Tiere zukommenden Bestandteil zu tun haben; da es doch evident ist, daß nur ein einziger negativer Befund das ganze Hypothesengebäude auf den Kopf stellen müßte. Falls es sich nämlich zeigen sollte, daß z. B. Samenfäden eines Tieres des Apparates völlig entbehren, könnte dieser eo ipso nicht als integrierender Bestandteil der Geschlechtszellen gedeutet werden. Die Erhaltung des Apparates in einigen Fällen könnte ja auch nur den Charakter des Zufälligen tragen.«

Schon Weigl selbst war nicht imstande, die Erhaltung der Sphärosomen bis zum Ende der Spermiogenese bei *Helix* nachzuweisen. Terni (1914) vermutet zwar, daß diese Elemente an der Acrosombildung bei *Geotriton* teilnehmen, doch ist diese Annahme nur sehr schwach begründet.

Bei *Cerithium* sind die Verhältnisse in dieser Beziehung äußerst klar, weil der periidiozomatische Apparat während der Spermiogenese in der Form einer Sphärotheca auftritt, deren Schicksal leicht zu verfolgen ist. Nun konnte ich feststellen, daß das Idiozom mit der Sphärotheca auf den letzten Stufen sowohl der typischen, als auch der atypischen Spermiogenese, verschwindet. Die ausgebildeten Spermatozoen von *Cerithium* entbehren der periidiozomatischen Bildungen gänzlich. So ist der Fall verwirklicht, der nach Weigl für eine Hypothese der Lokalisation der Erbanlagen in den Platnerschen Bildungen verhängnisvoll sein soll.

Es könnte allerdings daran gezweifelt werden, ob die »Sphärotheca« der Spermatiden von *Cerithium* den »Sphärosomen« (= Golgi-Kopsch-scher Apparat, Weigl) derselben Zellen von den Pulmonaten homolog sei? Diese Frage wird jeder mit voller Überzeugung bejahend beantworten, der, wie ich, auf Grund von mit gleichen Methoden hergestellten Präparaten, die Spermiogenesen der beiderlei Vertreter der Mollusken vergleichen konnte, um so mehr, als auch in den Spermatiden von den Pulmonaten die periidiozomatischen Bildungen das Stadium einer Sphärotheca durchmachen.

Aus der oben angeführten Zusammenstellung ist zu entnehmen, daß die periidiozomatischen Bildungen am häufigsten in den männlichen Keim-

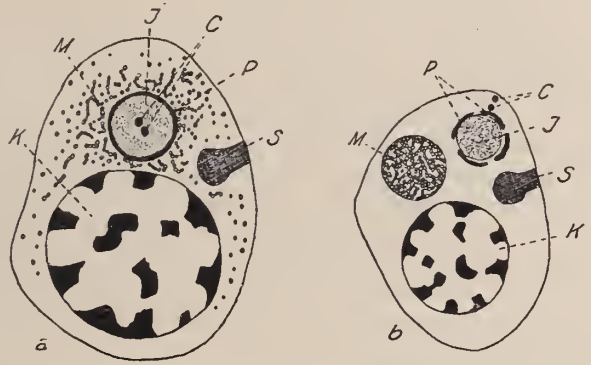


Fig. 7.

zellen beobachtet wurden. Es ist auch die höchste Zeit, das von Meves (1900) für die Struktur der letzteren vorgeschlagene Schema, welches auch in manche Lehrbücher aufgenommen wurde, durch das Hinzufügen der periidiozomatischen Bildungen zu vervollständigen, wie ich es auf meiner Textfig. 7 *a* und *b* getan habe.

Ich will dieses Kapitel mit einer Bemerkung über die Nomenklatur der soeben besprochenen Strukturen abschließen. Ich habe schon auseinandergesetzt, warum die Benennung »apparato reticolare« in diesem Fall zu verwerfen ist. Auch der Terminus von Perroncito »Dictyosomen« (*δίκτυον* = Netz) könnte zu einer unrichtigen Vorstellung führen, um so mehr als das äußere Concentrum des centralen Apparates der ruhenden Zelle öfters mit einem Netze gar nichts zu tun hat.

Ich möchte dagegen die folgenden Termini empfehlen. Statosphäre (in ruhenden Zellen!) = Centriol + Idiozom + Platnersche (oder peri-idiozomatische) Bildungen.

Die Platnerschen Bildungen sind je nach ihrer Form Sphärotheca, Sphärosomen oder Sphärodictium zu nennen.

Literaturverzeichnis.

v. Baer, W. B. 1909. Die Ooogenese bei einigen viviparen Aphididen und die Spermatogenese von *Aphis saliceti*, mit besonderer Berücksichtigung der Chromatinverhältnisse. Arch. f. Zellforsch. Bd. III.

Barinetti, C. 1912. L'apparato reticolare interno e la centrosfera nelle cellule di alcuni tessuti. Bollet. Soc. Med.-Chirurg. Pavia.

Baumgartner, W. J. 1904. Some new evidences for the individuality of the chromosomes. Biol. Bull. Woods Holl. Vol. VIII.

Benda, C. 1891. Neue Mitteilungen über die Entwickelung der Genitaldrüsen und über die Metamorphose der Samenzellen. Arch. f. Anat. u. Phys., Phys. Abt.

—— [1902] 1903. Die Mitochondria. Ergebn. d. Anat. u. Entw. Bd. XII.

v. Berenberg-Gossler, H. 1912. Über gitterkapselartige Bildungen in den Urgeschlechtszellen von Vogelembryonen. Anat. Anz. Bd. XL.

—— 1912a [1913]. Die Urgeschlechtszellen des Hühnerembryos am 3. und 4. Bebrütungstage, mit besonderer Berücksichtigung der Kern- und Plasmastrukturen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXXXI.

v. Bergen, Fr. 1904. Zur Kenntnis gewisser Strukturbilder (»Netzapparate«, »Saftkanälchen«, »Trophospongien«) im Protoplasma verschiedener Zellarten. Ibidem. Bd. LXIV.

Brock. 1887. Über die doppelten Spermatozoen einiger exotischer Prosobranchier. Zool. Jahrb. Bd. II.

Brunelli, G. 1909. La spermatogenesi del »Gryllus desertus« Pall. Atti Acad. Lincei, Mem. (5). Vol. VII.

v. Brunn, A. 1876. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Samenkörper. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XII.

Buchner, P. 1909. Das accessorische Chromosom in Spermatogenese und Ovogenese der Orthopteren, zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Reduktion. Arch. f. Zellforsch. Bd. III.

Champy, Chr. 1913. Recherches sur la spermatogénèse des Batraciens et les éléments accessoires du testicule. Arch. zool. exper. et géner. T. 52.

Comes, S. 1909. Sulla natura mitocondriale dello »apparato reticolare« delle cellule cartilaginee. Bollet. Accad. Givenia Sc. Nat. Catania. Ser. 2, Fasc. 5°—6°.

—— 1910. La partecipazione dei mitocondri alla formazione della membrana divisoria primitiva della cellula. Atti Accad. Giorn. Sc. Nat. Catania. Ser. 5, vol. III.

—— 1913. Apparato reticolare o condrioma? Condriocinesi o dittocinesi. Anat. Anz. Bd. XLIII.

Davis, H. S. 1908. Spermatogenesis in Acrididae and Locustidae. Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. Coll. Vol. LIII.

Deineka, D. 1914. Beobachtungen über die Entwicklung des Knochengewebes mittels der Versilberungsmethode. I. Die Entwicklung der Knochenzellen im perichondralen Prozesse. Anat. Anz. Bd. XLVI.

Demoll, R. 1912. Die Spermatogenese von Helix pomatia L. Ein Beitrag zur Kenntnis der Heterochromosomen. Zool. Jahrb., Suppl. 15. Bd. II.

—— 1912a. Über Geschlechtsbestimmung im allgemeinen und über die Bestimmung der primären Sexualcharaktere im besonderen. Zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Oogenese von Helix pomatia. Zool. Jahrb., Abt. f. allgem. Zool. u. Phys. Bd. XXXIII.

D'Hollander, F. 1902. Le noyau vitellin de Balbiani et les pseudochromosomes chez les Oiseaux. Anat. Anz., Ergänzungsheft z. Bd. XXI.

Doncaster, L. 1909 [1910]. Gametogenesis of the Gall-Fly, Neuroterus lenticularis (Spathegaster baccarum). Proc. Roy. Soc. London, B. Vol. LXXXII.

Duesberg, J. 1908. La spermiogénèse chez le Rat. Arch. f. Zellforsch. Bd II.

—— 1910. Les Chondriosomes des cellules embryonnaires du Poulet et leur rôle dans la génèse des myofibrilles, avec quelques observations sur le développement des fibres musculaires striées. Arch. f. Zellforsch. Bd. IV.

—— [1911] 1912. Plastosomen, »Apparato reticolare interno«, und Chromidialapparat. Ergebn.*d. Anat. u. Entw. Bd. XX.

—— 1913. Plastosomes, Apparato reticolare interno et Chromidialapparat. Réponses aux critiques d'Arnold, de Pensa et de Perroncito. Anat. Anz. Bd. XLIV.

v. Ebner, V. 1899. Über die Teilung der Spermatocyten der Säugetiere. Sitz.-Ber. d. Akad. d. Wiss. Wien. Math.-nat. Kl. Bd. CVIII, Abt. 3.

v. Erlanger, R. 1896. Zur Kenntnis des feineren Baues des Regenwurmhodens. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVII.

Fauré-Fremiet, E. 1910. Etudes sur les mitochondries des Protozoaires et des cellules sexuelles. Arch. d'Anat. microscop. T. XI.

—— 1912. Un appareil de Golgi dans l'oeuf de l'Ascaris megalocephala. Réponse à M. A. Perroncito. Bull. Soc. Zool. de France. T. XXXVII.

Fick, R. 1908. Zur Konjugation der Chromosomen. Arch. f. Zellforsch. Bd. I.

Goldschmidt, R. 1908. Ist eine parallele Chromosomenkonjugation bewiesen? Ibidem.

Heidenhain, M. 1912. Verh. d. Deutsch. Anat. Ges. zu München (zitiert nach v. Berenberg-Gossler, 1912a).

Hermann, F. 1889. Beiträge zur Histologie des Hodens. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 34.

—— 1898. Bemerkungen über die »Chromatoiden Körper« der Samenzellen. Anat. Anz. Bd. 14.

Joseph, H. 1910. Die Amöbocyten von Lumbricus. Ein Beitrag zur Naturgeschichte der cellulären Centren. Arb. a. d. Zool. Inst. Univ. Wien. T. XVIII.

Kornhausen, S. J. 1914. A comparative Study of the Chromosomes in the Spermatogenesis of Enchenopa binotata (Say) and Enchenopa (Camplylenchia Stöl) curvata (Fabr.). Arch. f. Zellforsch. Bd. XII.

Korschelt, E. und Heider, K. 1902. Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allg. Teil. 1. Lief. 1. u. 2. Aufl. Jena, G. Fischer.

Kuschakewitsch, S. 1910. Zur Kenntnis der sogenannten »wurmförmigen Spermien der Prosobranchier.« Anat. Anz. Bd. XXXVII.

—— 1912. Untersuchungen über den Dimorphismus der männlichen Keimzellen bei Prosobranchia. I. Mém. Soc. Natural. de Kieff. T. XXII.

Kuschakewitsch, S. 1913. Studien über den Dimorphismus der männlichen Geschlechtselemente bei den Prosobranchia. I. Arch. f. Zellforsch. Bd. X.

Lams, H. 1910. Recherches concernant le dimorphismes des éléments seminaux chez le Murex. Ann. Soc. Méd. Gand. T. LXXXIX.

Lee, A. B. 1911. La réduction numérique et la conjugaison des chromosomes chez l'escargot. La Cellule, t. 27.

v. Lenhossék, M. 1898. Untersuchungen über Spermatogenese. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LI.

Levi, G. 1912. I condriosomi nell'oocite degli Anfibi. Monit. zool. ital., Anno 23.

—— 1912a. I condriosomi dei gonociti. Ibidem.

—— 1912b. I condriosomi nelle Cellule secernenti. Anat. Anz. Bd. XLII.

Lillie, F. R. 1912. Studies of fertilization in Nereis. 3. 4. Journ. exper. Zoöl. Vol. XII.

Loyez, M. 1909. Le corps vitellin de l'oocyte de Pyrrhocoris apterus. Arch. d'anat. microscop. T. X.

Luna, E. 1913. Lo sviluppo dei plastosomi negli anfibi. Arch. f. Zellforsch. Bd. XI.

Mc Clung, C. E. 1905. The chromosome complex of Orthopteran spermatocytes. Biol. Bull. Woods Holl. Vol. IX.

Meves, Fr. 1899. Über die Struktur und Histogenese der Samenfäden des Meerschweinchens. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LIV.

—— 1900. Über den von v. la Valette St. George entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen. Ibidem. Bd. LVI.

—— 1902 [1903]. Über oligopyrene und apyrene Spermien und über ihre Entwicklung nach Beobachtungen an Paludina und Pygaera. Ebd. Bd. LXI.

—— 1907. Die Spermatocytenbildung bei der Honigbiene (Apis mellifica L.) nebst Bemerkungen über Chromatinreduktion. Ebd. Bd. LXX.

—— 1907a. Über Mitochondrien bzw. Chondriokonten in den Zellen junger Embryonen. Anat. Anz. Bd. XXXI.

—— 1908. Es gibt keine parallele Konjugation der Chromosomen. Arch. f. Zellforsch. Bd. I.

—— 1910. Über Strukturen in den Zellen des embryonalen Stützgewebes sowie über die Entstehung der Bindegewebsfibrillen, insbesondere derjenigen der Sehne. Arch f. mikr. Anat. Bd. LXXV.

—— 1910a. Zur Einigung zwischen Faden- und Granulalehre des Protoplasma. Beobachtungen an weißen Blutkörperchen. Ebd.

Mislawsky, N. 1913. Über das Chondriom der Pancreaszellen. Ebd. Bd. LXXXI.

Moore, J. E. E. 1894. Some Points in the Spermatogenesis of Mammalia. Intern. Monatschr. f. Anat. u. Phys. Bd. XI.

Morse, M. 1909. The Nuclear Components of the Sex-Cells in four species of Cockroaches. Arch. f. Zellf. Bd. III.

Mulon, P. 1912. Apparato reticolare et mitochondries dans la surrénale de l'Hérisson. C. R. Soc. Biol. Paris. T. LXXIII.

Nawaschin, S. 1911. Über eine Art der Chromatindiminution bei Tradescantia virginica. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. XXIX.

Niessing, C. 1896. Die Beteiligung von Centralkörper und Sphäre am Aufbau des Samenfadens bei Säugetieren. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVIII.

Nusbaum, J. 1913. Über den sogenannten Golgischen Netzapparat und sein Verhältnis zu den Mitochondrien, Chromidien und anderen Zellstrukturen im Tierreich. Zusammenfassendes Sammelreferat. Arch. f. Zellforsch. Bd. X.

Pensa, Ant. 1913. La struttura della cellula cartilaginea. Ebd. Bd. XI.

Perroncito, Al. 1910. Contribution à l'étude de la biologie cellulaire. Mitochondries, chromidies et appareil réticulaire interne dans les cellules spermatiques. Le phénomène de la dictyokinèse. (Resumé de l'auteur.) Arch. Ital. de Biol. T. LIV.

—— 1912. Réponse à M. Fauré-Fremiet. Bull. Soc. Zool. de France. T. XXXVII.

—— 1913. Mitochondres et appareil réticulaire interne. (A propos d'une publication de J. Duesberg.) Anat. Anz. Bd. XLIV.

—— 1913a. A proposito di un articolo di S. Comes sulla »Dittocinesi«. Ebd.

Pilat, M. 1912. Der »intracelluläre Netzapparat« in den Epithelzellen der Nebenniere vom Igel (Erinaceus europaeus). Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXXX.

Popoff, M. 1907. Eibildung bei Paludina vivipara und Chromidien bei Paludina und Helix. Ebd. Bd. LXX.

Regaud, Cl. 1910. Etudes sur la structure des tubes séminifères et sur la spermatogénèse chez les mammifères. Arch. Anat. micr. T. XI.

Reinke, Edw. 1912. A preliminary account on the development of the apyrene spermatozoa in Strombus and of the nurse-cells in Littorina. Biol. Bull. Woods Holl. Vol. XXII.

Retzius, G. 1905. Zur Kenntnis der Spermien der Evertebraten. II. Biol. Unters. N. F. Bd. XII.

—— 1906. Die Spermien der Gastropoden. Ebd. Bd. XIV.

—— 1912. Weitere Beiträge zur Kenntnis der Spermien der Gastropoden und Vögel. Ebd. Bd. XVII.

Schilling-Torgau, V. 1912. Erläuterungen zur Demonstration von Innenstrukturen der Erytrocyten und Blutplättchen, sowie von Kurloff-Körpern. Anat. Anz., Ergänzungsheft z. Bd. XLI.

Schneider, K. C. 1912. Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Jena, G. Fischer.

Schoenfeld. 1901. La spermatogénèse chez le Taureau et chez les Mammifères en général. Arch. de Biol. T. XVIII.

Schreiner, A. und K. E. 1905. Über die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von Myxine glutinosa L. Ebd. T. XXI.

—— 1908. Zur Spermienbildung der Myxinoiden. Arch. f. Zellforsch. Bd. I.

—— 1908a. Gibt es eine parallele Konjugation der Chromosomen? Erwiderung an die Herren Fick, Goldschmidt und Meves. Videnskabs-Selskabets Skrifter, 1. Math.-naturw. Kl. 2.

de Sinéty, R. 1901. Recherches sur la biologie et l'anatomie des Phasmes. La Cellule. Vol. XIX.

Sjövall, E. 1906. Über Spinalganglienzellen und Markscheiden. Zugleich ein Versuch, die Wirkungsweise der Osmiumsäure zu analysieren. Anat. Hefte. 91. Heft (Bd. XXX).

Stephan, P. 1903. Le développement des spermies eupyrènes de Cerithium vulgatum. C. R. Assoc. des Anatomistes, 5. sess. Liège.

—— 1903a. Le développement des spermies apyrènes de Cerithium vulgatum et de Nassa mutabilis. Bibl. anat. T. XII.

—— 1903b. Le développement des spermies apyrènes de Murex brandaris. C. R. Soc. Biol. Paris. T. LV.

Sutton, W. S. 1902. On the Morphology of the Chromosome-group in Brachystola magna. Biol. Bull. Woods Holl. Vol. IV.

Terni, T. 1912. Dimostrazioni di condrioconti nel vivente. Anat. Anz. Bd. LXI.
—— 1914. Condriosomi, idiozoma e formazioni periidiozomatiche nella spermatogenesi degli Anfibi. Arch. f. Zellforsch. Bd. XII.
Thesing, C. 1904. Beiträge zur Spermatogenese der Cephalopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXVI.
v. Voss, H. 1914. Cytologische Studien an Mesostoma ehrenbergi. Arch. f. Zellforsch. Bd. XII.
Weigl, R. 1912. Vergleichend-cytologische Untersuchungen über den Golgi-Kopsch'en Apparat und dessen Verhältnis zu anderen Strukturen in den somatischen Zellen und Geschlechtszellen verschiedener Tiere. Bull. intern. Acad. Sc. Cracovie, Cl. sc. math. et nat.
Wilson, E. B. 1912. Studies on Chromosomes. VIII. Observations on the Maturation-Phenomena in Certain Hemiptera and Other Forms, with Consideration on Synapsis and Reduction. The Journ. of Exper. Zoöl. Vol. XIII.
—— 1913. A Chromatoid Body simulating an Accessory Chromosome in Pentatoma. Biol. Bull. Woods Holl. Vol. XXIV.
Zawarzin, Al. 1909. Beobachtungen an dem Epithel der Descemetischen Membran. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXXIV.

Tafelerklärung.

Alle Abbildungen wurden mit Hilfe des Abbeschen Zeichenapparates auf der Höhe des Arbeitstisches mit dem Objektiv Apochromat 2 mm, Kompensationsocular 12 (von Zeiss), bei Tubuslänge 160 (× etwa 2300) gezeichnet.

Tafel XVI.

Fig. 1. Keimepithel. *Bg* = Bindegewebszelle; *Sg* = Spermatogonien; *Sc* 1 = Spermatocyte 1. Ordnung; *Nz* = Nährzelle. Flemming, E.H.

Fig. 2 und 3. Ruhende Nährzellen. Fig. 2 Flemming, E.H.; Fig. 3 Lee[1]), E.H.

Fig. 4—8. Teilung der Nährzellen. Fig. 5 Hermann, E.H.; die übrigen Flemm., E.H.

Fig. 9 und 10. Ruhende Spermatogonien. Fig. 9 Lee, E.H.; Fig. 10 Carnoy, E.H.

Fig. 11—23. Teilung der Spermatogonien. Fig. 11—13, 21—22 Carnoy, E.H.; Fig. 14—15, 17, 23 Flemm., E.H.; Fig. 16, 18—20 Lee, E.H.

Fig. 24—46. Typische Reihe, Spermatocyten 1. Ordnung.

Fig. 24—28. Leptotänstadium. Fig. 24, 25, 27 Lee, E.H.; Fig. 26 Flemm., E.H.

Fig. 28—29. Anfang der Parasyndesis. Fig. 28 Flemm., E.H.; Fig. 29 Lee, E.H.

Fig. 30—32. Parasyndesis. Fig. 30 und 31 Flemm., E.H.; Fig. 32 Lee, E.H.

Fig. 33 und 34. Übergang zum Strepsitänstadium. Flemm., E.H.

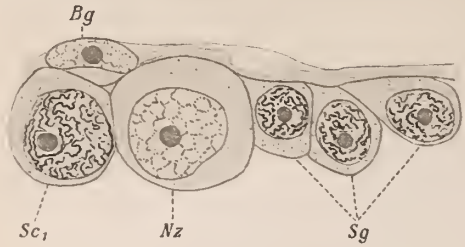
Fig. 35 und 36. Strepsitänes Bouquetstadium. Fig. 35 Flemm., E.H.; Fig. 36 Lee, E.H.

Fig. 37—42. Diakinesis. Fig. 37 und 42. Lee, E.H.; Fig. 38—40 Flemm., E.H.; Fig. 41 Carnoy, E.H.

Fig. 43—46. Ausbildung der Doppelchromosomen. Fig. 43, 44, 46 Flemm., E.H.; Fig. 45 Carnoy, E.H.

---

[1]) Lee = OsO_4, nachträgliche Behandlung mit Pyrogallolsäure.

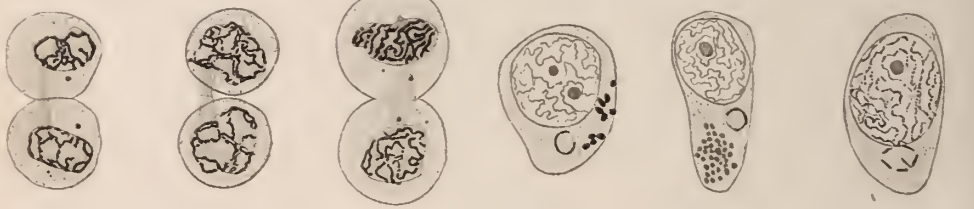


1.

2.

3.

9. 10. 11. 12. 13. 14.



21. 22. 23. 24. 25. 26.

32. 33. 34. 39. 40. 41. 42.

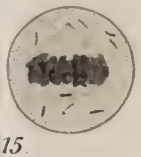
4.

5.

6.

7.

8.


15.

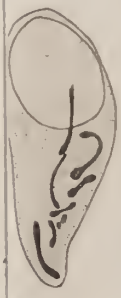
16.

17.

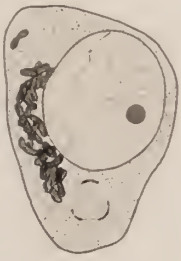
18.

19.

20.



28.


29.

30.

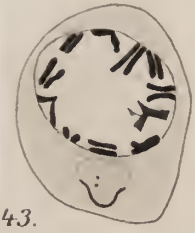
31.

35.

36.

37.

38.


43.

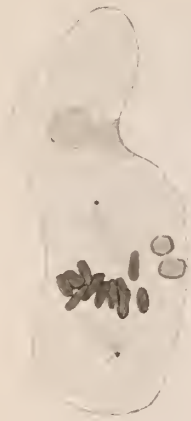
44.

45.

46.

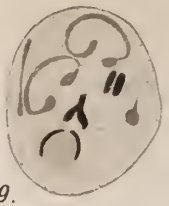
... in Leipzig.

Lith. Anst v. Johannes Arndt, Jena.



47.

48.

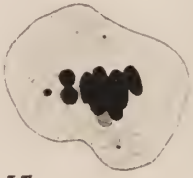


49.

50.

55.

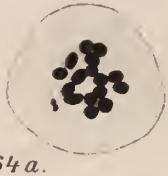
56.



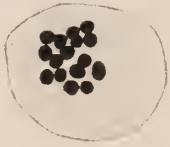
57.

58.

63.



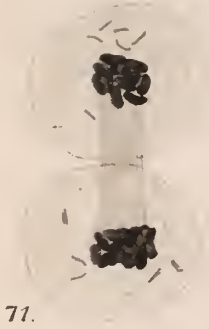
64 a.



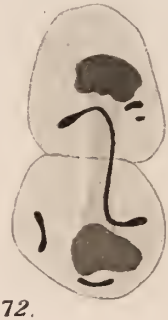
64 b.

65.

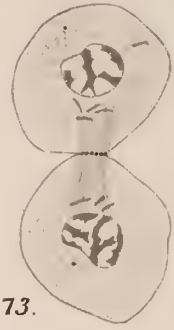
66.



71.

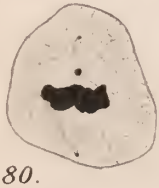


72.



73.

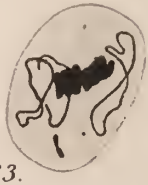
74.



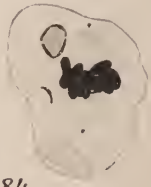
80.

81

82.



83.

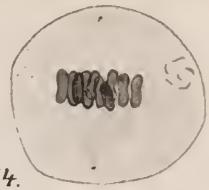


84.

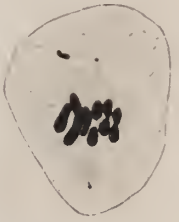
51.

52.

53.



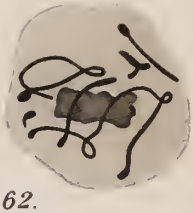
54.



59.

60.

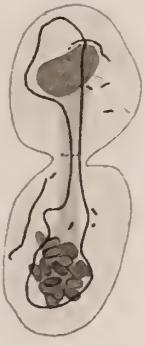
61.



62.

67.

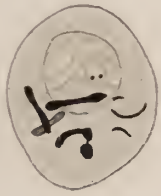
68.



69.

70.

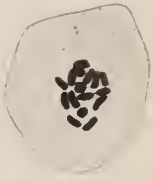
75.



76.

77.

78.



79.

85.

86.

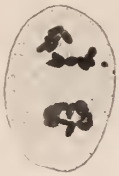
87.

88.

89.

...nn in Leipzig.

Luh. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.


90.

91.

92.

93.

94.

95.

102.

103.

104.

105.

106

107.

113.

114.

115.

116.

117.

118.

125.

126.

127.

128.

129.

136.

137.

138.

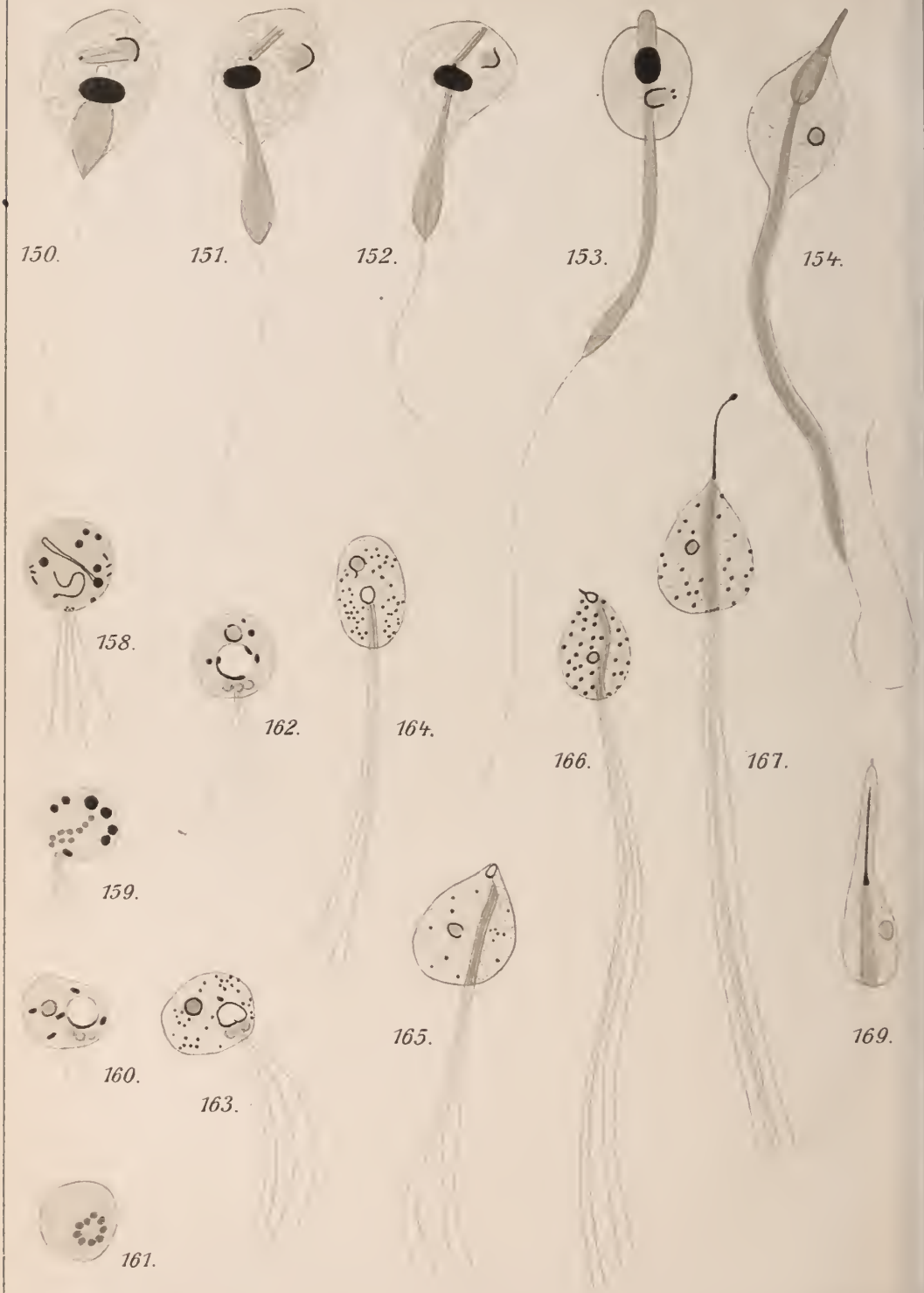
139.

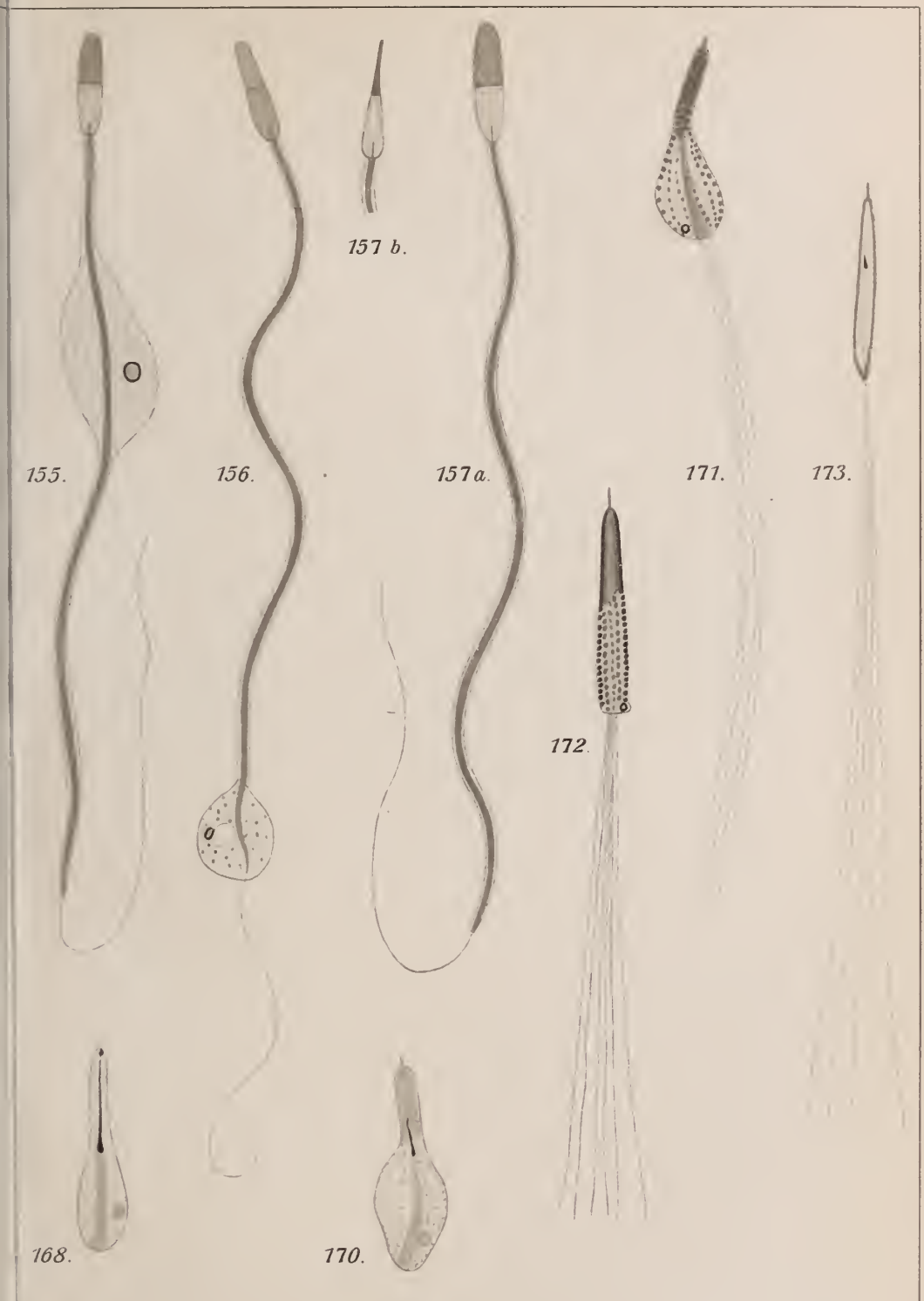
140.

141.

n in Leipzig.

Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.


150.
151.
152.
153.
154.
158.
162.
164.
166.
167.
159.
165.
169.
160.
163.
161.



...nn in Leipzig

Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.

Tafel XVII.

Typische Reihe, Wachstums- und Reifungsperiode.

Fig. 47, 49 und 50. Ausbildung der Doppelchromosomen. Fig. 47 und 49 Lee, E.H., Fig. 50 Carnoy, E.H.

Fig. 48. Einzelner Plastomit dicht vor der Ringbildung. Lee, E.H.

Fig. 51—74. 1. Reifeteilung. Fig. 51—53, 57—60, 64, 65, 70, 74 Carnoy, E.H.; Fig. 54, 55, 63, 67, 71, 73 Flemming, E.H.; Fig. 56 Herm., E.H.; Fig. 61, 62, 66, 68, 69, 72 Lee, E.H.

Fig. 75—78. Spermatocyten 2. Ordnung. Fig. 75, 77 und 78 Flemm., E.H.; Fig. 76 Lee, E.H.

Fig. 79—89. 2. Reifeteilung. Fig. 80—82, 85—87, 89 Carnoy, E.H.; Fig. 79, 84, 88 Flemm., E.H.; Fig. 83 Lee, E.H.

Taf. XVIII.

Fig. 90—112. Typische Reihe.

Fig. 90—98. 2. Reifeteilung. Fig. 90, 91, 94 Carnoy, E.H.; Fig. 92, 96, 98 Lee, E.H.; Fig. 93, 95, 97 Flemming, E.H.

Fig. 99—112. Spermiogenese. Fig. 99—101, 108—109 Lee, E.H.; Fig. 102 bis 104, 106—107, 110—112 Flemming, E.H.; Fig. 105 Carnoy, E.H.

Fig. 113—149. Atypische Reihe.

Fig. 113—118, 121—124. Spermatocyten 1. Ordnung. Ausbildung der Doppelchromosomen. Fig. 113—115, 118, 121, 122, 124 Flemming, E.H.; Fig. 116, 117 Lee, E.H.

Fig. 119, 120. Parasyndesis bzw. strepsitänes Bouquetstadium (Reminiszenzerscheinung!). Lee, E.H.

Fig. 125—137. 1. Reifeteilung. Fig. 125, 127—130, 132, 134—136 Flemming, E.H.; Fig. 126 Carnoy, E.H.; Fig. 131, 133, 137 Lee, E.H.

Fig. 138. Spermatocyte 2. Ordnung. Flemm., E.H.

Fig. 139—144. 2. Reifeteilung. Fig. 139—141, 143 Flemm., E.H.; Fig. 142, 144 Lee, E.H.

Fig. 145—149. Spermiogenese. Fig. 145—147, 149 Lee, E.H.; Fig. 148 Flemm., E.H.

Tafel XIX.

Spermiogenese.

Fig. 150—157. Typische Reihe. Flemming, E.H.

Fig. 157. Reifes eupyrenes Spermatozoon. a = Kopf in Flächenansicht; b = in Kantenansicht.

Fig. 158—173. Atypische Reihe. (Auf den Fig. 168—170 sind die Achsenfadenbündel weggelassen.) Fig. 158—159, 161 Lee, E.H.; Fig. 160, 162—167, 171—172 Flemming, E. H.; Fig. 168—170 Flemming, Magenta-Pikroindigokarmin (stark extrahiert).

Fig. 173. Reifes oligopyrenes Spermatozoon. Osmiumsäure, E.H. (Aufstrichpräparat).

The Somatic Mitoses in Hyacinthus orientalis var. albulus.

By

D. Carruthers, B. Sc.

With Plate XX.

The material for the present work was obtained from bulbs of the White Roman hyacinth grown in fibre, or water, during the winter 1911—12. The root tips were fixed for the most part in FLEMMING's stronger solution, diluted with an equal quantity of water, some, however, were treated with the undiluted solution; the results were almost identical in the two cases. Sections were cut from 5—10 μ in thickness and stained with various combinations, including HEIDENHAIN's iron-haematoxylin followed by licht grün, FLEMMING's triple stain, and BREINL's stain. The last is by far the the most satisfactory, the chromatin being more transparent than when stained with haematoxylin.

The Resting nucleus. In the resting condition the nucleus shows a fine reticular structure, with denser knots at intervals, the whole suggesting a foundation of linin on which the chromatin is spread irregularly (Fig. 1). Usually one large nucleolus occurs, but sometimes this is replaced by two smaller ones.

There is a considerable difference in the size of the nuclei, according to the part of the root in which they are situated (Figs. 1, 2, 14, 15) but the size of the full-grown cell and nucleus for any one position is fairly constant.

In the early prophase the reticulum becomes more homogeneous, the chromatin spreading from the knots to form a fine network over the whole of the nuclear circumference (Fig. 2). At this stage there is no sign of pro-chromosomes, or of aggregations of chromatin of any kind which may be regarded as foreshadowing the chromosomes, such as have been recorded by some authors in *Thalictrum* (OVERTON '09) and *Vicia* (SHARP '13). The network is at first close and fine, and when it thickens it does so to the same extent over the whole nucleus, giving no indication of denser portions which might represent special structures. The reticulum gradually thickens, still retaining its homogeneous character, and the nucleus at this stage stains very deeply (Fig. 3).

From the heavy reticulum there emerges a kind of pro-spireme in which the chromatin forms a ribbon-like thread round the nucleus, with jagged or spiny processes along its edges. Two stages of this are shown in Figs. 4, 5; in the former the cross-connections which formed the reticulum have broken down, but the thread still shows diamond-shaped areas, corresponding to the meshes of the net. In Fig. 5 the coalescence has proceeded further, leaving a jagged ribbon. There is now no indication of the split which appears soon after, and it would seem that the chromatin shrinks, in the breaking of the reticulum, and that the two edges collapse and adhere together for a time, before they become stretched again in the lengthening of the spireme. After this the ragged edges are gradually drawn in, and the spireme has the appearance of a ribbon, in which may be seen the beginning of the longitudinal split. At first the fission is only indicated by a thinner portion in the centre of the ribbon, but soon it becomes definite, and the two threads lie separate from each other (Figs. 6, 7). Meanwhile the nucleus has enlarged, and the spireme is coiled loosely about the nuclear area. This condition holds until the segmentation of the spireme, and in some cases the split is still clearly visible at the time when the chromosomes are formed (Fig. 8).

At about the time of segmentation the nuclear membrane disappears and the spindle begins to form; it arises in the cytoplasm outside the nuclear area, and is often clearly recognizable before the segmentation is complete (Fig. 9). In the best preparations the spindle fibres are exceedingly delicate, and show rather as indications of some stress in the cytoplasm than as definite cell organs.

After segmentation the longitudinal split temporarily disappears (Fig. 10) and the appearance of the nucleus gives one the impression that whenever the chromatin is released from any strain, e. g. in the formation of the spireme from the reticulum, when the cross connections break, or again when the spireme breaks up into chromosomes, it tends to shrink together and become for the moment more homogeneous. This supposition accords with the view that the chromatin is a viscous but somewhat elastic substance, and there is no doubt that in *Hyacinthus* the whole appearance of the chromatin in all stages of mitosis gives support to such a theory (Figs. 5, 9, 10, 12).

The sixteen chromosomes are now drawn on to the spindle and arrange themselves about the equator (Figs. 11, 12) and the split reappears. The nucleolus seems to fragment and disappear with extraordinary rapidity, for at this stage it suddenly ceases to be visible, and leaves no trace

of its former presence. Such an explanation accords better with the observed facts than the supposition that the nucleolus has given up its substance to the spireme, for there is no apparent augmentation of the chromatin content of the nucleus either in amount or in density, accompanying the disappearance of the nucleolus. Each chromosome is flat, and in the condition depicted in fig. 12 there is a thin part in the middle, where it finally breaks as the fission is completed (fig. 13). The two halves of each chromosome lie side by side at first, and only separate as they begin to move up the spindle, when they assume the characteristic V-form (Figs. 14, 15), the arms of the V being generally directed outwards.

As the chromosomes pass towards the poles, it frequently happens that they travel in two or more parts, sometimes quite separate, and sometimes connected only by a thread (Figs. 11, 16, 17). In Fig. 16 only a part of the nucleus is shown, and here the segments are very clear; the same thing occurs very often, but generally only in one or two chromosomes in each nucleus. A similar arrangement has been recorded for *Vicia* (Fraser and Snell '11) but it appears to be less common than in *Hyacinthus*.

The daughter chromosomes collect at the poles, and contract slightly becoming rather lumpy in appearance (Fig. 18). They then join end to end, and split longitudinally at intervals, forming a ragged spireme exactly similar in appearance to that formed in the prophase (Fig. 19, 20). It is possible that in some cases the lateral joining of the chromosomes takes place first, but in the majority of cells there is a definite spireme formed first, and afterwards the lateral anastomosis takes place. From the ragged spireme stage the reticulum is formed by the pulling out of the diamond-shaped areas of the daughter chromosomes, until the network is reconstructed in a fashion similar to that recorded for *Vicia* (Fraser and Snell '11) (Fig. 21).

Discussion.

Pairing of the Chromosomes.

A paired arrangement of the chromosomes in the somatic divisions was noticed first by Strasburger ('05, '07), and has since been recorded by Müller ('10, '12) for a number of forms, among them *Hyacinthus orientalis*. According to Müller there is a very marked difference in the size of the chromosomes and they are arranged in pairs throughout the division, the pairing being especially noticeable in a polar view of the telophase. In the present investigation only one nucleus has been

seen which gives any support to this view; Fig. 22 shows a polar view with 16 chromosomes arranged in 8 pairs, with diagrammatic clearness, but this is the only case which was found among a large number of polar views, of which Figs. 23, 24 are good average types. During the course of the mitosis no indication of any pairing was observed, although in a few cases a certain similarity of shape might be used to group the chromosomes into couples.

On the whole, the facts observed in *Hyacinthus* lead one to the conclusion that a paired arrangement of the chromosomes forms no essential part of the normal mitotic figure. It may well happen that occasionally an arrangement may occur which is more than usually suggestive of "pairing", for it is not improbable that chromosomes which are similar in shape may, under the same conditions, act in similar fashion, and thus lead to an apparent pairing, but this seems to be all that is justified by the majority of figures.

As regards the difference in the length of the chromosomes very little evidence can be offered which is to be regarded as conclusive. The phenomenon has been recorded in *Galtonia* (Digby '10), and in *Yucca* and other forms (Müller '10, '12); but so far as *Hyacinthus* is concerned, although the chromosomes do sometimes appear to be of different lengths, this has so often been found to be only a result of foreshortening, that one hesitates to attach much importance to it. There is also to be considered the elastic nature of the chromosomes which is so obvious in this species, which makes it very probable that the chromosomes differ in size and shape during mitosis, according to the amount of stress to which they are subjected, and the position in which they are with regard to such forces.

The longitudinal fission.

There is now no lack of evidence that some form of alveolization of the daughter chromosomes takes place in the telophase, and such a phenomenon has been recorded by Grégoire and Wygaerts ('04) in *Trillium*, by Grégoire ('06) and Merriman ('04) in *Allium*, by Digby ('10) in *Galtonia* and by Fraser and Snell ('11) and Sharp ('13) in *Vicia*. As regards the interpretation of this vacuolization there are however two possibilities — the one to regard it as the foreshadowing of the longitudinal fission which will finally be accomplished in the next mitosis — the other as an indefinite loosening out of the substance of the chromosome, with no end other than the distribution of the chromatin over the nuclear area.

Of the plants mentioned above, the course of events in *Hyacinthus* approximates most closely to that described in *Vicia* by Fraser and Snell ('11). The chromosomes put out blunt lateral processes, and at the same time split down the centre at these points to form the well-known diamond-shaped areas. In *Hyacinthus* the most marked difference from *Vicia* at this stage is in the formation of a pre-reticular spireme, the chromosomes uniting end to end, so that the process of formation of the reticulum from the daughter chromosomes is the exact reverse of that by which the chromosomes are formed from the reticulum in the prophase.

The resemblance between the two spiremes, if one may so call them, is so striking that one is driven to consider whether it may not be of some value in the elucidation of the problem of meiosis. If the pre- reticular spireme is formed in the last pre-meiotic division, and the spireme in the heterotype prophase follows in the normal course, it is difficult to see how to attach any interpretation to that "double" spireme other than that it is the normal fission occuring in every mitosis. Unfortunately it has not yet been possible to investigate this, but it is hoped that the work may be completed in the near future, by a study of the pre-meiotic and meiotic divisions.

This explanation of the reconstitution of the daughter nuclei has been contested by Sharp ('10) for *Vicia*, and by Gates ('12) for *Oenothera*. The latter holds that no split of any kind is visible until the late prophase, and that the chromosomes merely form a nearly solid mass of chromatic material at the poles. Such figures are common in *Hyacinthus* but have been attributed to bad fixation or staining, since in the best nuclei it is possible to see the details of structure in the telophase with much greater clearness. Sharp ('13) is of the opinion that there is no connection between the aveolization and the fission, a view which is also held by Grégoire ('06). In *Hyacinthus* however there is little doubt that the diamond-shaped areas in the telophase correspond to those in the prophase spireme, and these to the fission which occurs soon afterwards.

The Segmented Chromosomes.

The frequent presence of chromosomes which go through the whole process of mitosis in two or three segments supports the idea suggested by Fraser and Snell ('11) that it is not the actual chromosome but some smaller portion of the nuclear content which is persistent and individual. In *Hyacinthus* the segments are generally connected by a fine thread, although sometimes the chromosome is completely segmented,

but such a phenomenon occuring, as it does, with such frequence makes it probable that it is not the entire chromosome which carries the hereditary characters but some smaller unit of which the chromosome is an aggregation. This may well be something intermediate between the chromosome and the chromomere, for in *Hyacinthus* no definitely marked chromomeres are visible such as have been seen in many other forms, the spireme and the reticulum both exhibiting a marked homogeneity in substance throughaut the prophase, with the one exception of the thinner centre leading to the longitudinal fission.

Such a phenomenon suggests the possibility that the permanence of the entire chromosome is not essential to the preservation of the hereditary type, but that the "segments" may retain their individuality, even if they are not always combined in the same groups, or chromosomes.

In conclusion I should like to express my thanks for valuable advice and criticism to Dr. H. C. I. Gwynne-Vaughan (Fraser) at whose suggestion the work was undertaken.

Summary.

1. The reticulum in the resting stage is fine, and fairly homogeneous in character with no indication of pro-chromosomes.

2. In the prophase the cross-connections of the reticulum break, and a ragged spireme is formed with diamond-shaped spaces along the centre line. From this is developed a smooth ribbon, in which the fission is temporarily obliterated, but the fission re-appears before the segmentation of the thread into 16 chromosomes.

3. The constriction of the chromosomes into separate segments is of common occurrence throughout mitosis.

4. On reaching the poles the daughter chromosomes join end to end, and put out lateral processes, at the same time splitting down the centre, so that a definite spireme is formed before the reticulum is reconstituted.

5. The occurence of paired chromosomes is so rare that there is no justification for regarding it as other than accidental.

List of Papers.

1. 1910. Digby, L. The Somatic, Premeiotic and Meiotic Divisions of Galtonia candicans. Ann. Bot. Vol. XXIV. p. 727.
2. 1911. Fraser, H. C. I. and Snell, J. The vegetative divisions in Vicia Faba. Ann. Bot. Vol. XXV. p. 845.
3. 1912. Gates, R. D. The Somatic Mitoses in Oenothera. Ann. Bot. Vol. XXVI.

4. 1906. Grégoire, V. La structure de l'élément chromosomique en repos et en division dans les cellules végétales. La Cellule. Vol. XXIII. p. 311.
5. 1904. Grégoire, V. et Wygaerts, A. Réconstruction du noyau et formation des chromosomes dans les cinèses somatiques. La Cellule. Vol. XXI. p. 1.
6. 1904. Merriman, M. L. Vegetative Cell Division in Allium. Bot. Gaz. Vol. XXXVII. d. 178.
7. 1910. Müller, C. Über karyokinetische Bilder in den Wurzelspitzen von Yucca. Jahrb. wiss. Bot. Bd. XLVII.
8. 1912. Müller, C. Kernstudien an Pflanzen. Archiv f. Zellforsch. Bd. VIII. Hft. 1.
9. 1909. Overton, J. B. On the Organization of the Nuclei in the Pollen Mother-cells of certain plants with especial Reference to the Permanence of the Chromosomes. Ann. Bot. Vol. XXIII. p. 19.
10. 1913. Sharp, T. W. Somatic Chromosomes in Vicia. La Cellule. Vol. XXIX. p. 297.
11. 1905. Strasburger, E. Typische und allotypische Kernteilung. Prings. Jahrb. wiss. Bot. Bd. XLII. S. 1.
12. 1907. —— Über die Individualität der Chromosomen und die Pfropfhybridenfrage. Jahrb. wiss. Bot. Bd. XLIV. S. 514.

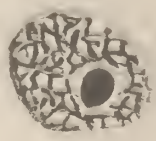
Explanation of Plate XX.

All figures were drawn with apochromatic immersion, lens apert. 1.35, and compens.-oc. 8 (magnification about 1275).

Fig. 1. The resting nucleus.
Fig. 2. The homogeneous reticulum.
Fig. 3. The same becoming thicker.
Fig. 4*a* and *b*. Breaking down of cross-connections to form the spireme.
Fig. 5. Early spireme, the edges still ragged.
Fig. 6. Flat ribbon-shaped spireme.
Fig. 7. The spireme split longitudinally.
Fig. 8. Segmentation of spireme.
Fig. 9. Same showing early spindle.
Fig. 10. Spireme completely segmented.
Fig. 11. Chromosomes passing on to spindle.
Fig. 12. Chromosomes beginning to split.
Fig. 13. Fission completed.
Fig. 14 and 15. Metaphase.
Fig. 16. Early anaphase with segmented chromosomes.
Fig. 17. Late anaphase.
Fig. 18. Telophase, chromosomes contracted.
Fig. 19*a* and *b*. Chromosomes uniting end to end, and putting out lateral cross connections.
Fig. 20. Later stage of same.
Fig. 21. Reticulum reconstituted.
Fig. 22. Polar view of telophase — paired chromosomes.
Fig. 23 and 24. Polar view of telophase.

1.

2.

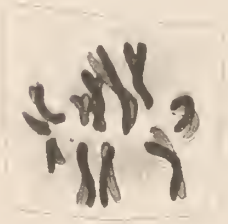


3.

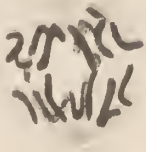
7

8.

9.



13.

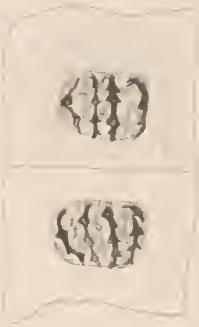


14.

15.

19 a.

19 b.



20.

22.

4 a.

4 b.

5.

6.

10.

11.

12.

16.

17.

18.

21.

23.

24.

...i in Leipzig.

Lith. Anst v. Johannes Arndt, Jena.

Ricerche sulla fine struttura dell' epidermide umana normale in rapporto alla sua funzione eleidocheratinica[1]).

Nota IV. Lo strato corneo e la formazione della cheratina.

Per il

Dott. **Leonardo Martinotti,**

(Aiuto e lib. docente).

(Clinica dermatologica della R. Università di Modena.
Direttore Prof. P. Colombini).

Con tavola XXI.

Lo strato corneo fu veduto, come è noto, da Malpighi che lo chiamò cuticola, comprendendo in esso anche il lucido e il granuloso (almeno in parte); Dutrochet lo chiamò semplicemente epidermide.

Esso mostra grandi variazioni di spessore: voluminoso nel palmo delle mani e nella pianta dei piedi (particolarmente al calcagno), più spesso nel lato estensorio che nel flessorio degli arti, sottile in speciali regioni come nel padiglione delle orecchie, sulle palpebre, nelle pieghe, si ammette che manchi addirittura in certe altre come nella conca dell' orecchio, al prolabio, sulla faccia esterna del glande e interna del prepuzio, sulle mucose., ecc.

Il prof. Majocchi però sostiene che ciò non è che una parvenza, ma che in realtà per quanto sottilissimo esiste ovunque.

È molto compatto e appare al taglio come una membrana omogenea e più o meno striata in senso verticale in certe regioni dove è molto spesso.

Si descrive il corneo là dove è più sviluppato, e quindi più facile a studiare, in diversa maniera e con particolarità strutturali di importanza relativa; alcuni autori ne fanno diversi sottostrati: Ranvier, ad es. distingue il corneo dal disjunctum che è lo strato più superficiale. La stessa divisione è seguita da Renaut che chiama quest' ultima zona lamella superficiale desquamante e da Unna che la definisce strato terminale. È la zona costituita da lamelle che cadono e si rinnovano incessantemente.

Si ammette generalmente che ad uno strato granuloso ricco di chera-

[1]) Continuazione: v. Archiv f. Zellforsch. XIII, 4. Heft, 1915.

tojalina corrisponda uno strato corneo spesso e resistente. Ma Darier fa osservare che questi due termini non sono collegati da rapporti indispensabili di coesistenza: la cheratojalina non esiste che nei mammiferi e con tutto ciò si ha una cheratinizzazione perfetta negli uccelli, nei rettili e nei batraci. La cheratina dell' unghia e della scorza dei peli si forma senza antecedente produzione cheratojalinica, la mucosa boccale dell'uomo e della maggior parte dei mammiferi non possiede strato granuloso. In patologia si nota che nella paracheratosi l'eleidina scompare mentre il corneo conserva i suoi nuclei, laddove nel lichen corneo può osservarsi un corneo nucleato al di sopra di un granuloso rilevante; nell' ittiosi fetale il corneo manca di grasso e viceversa abbonda la cheratojalina (Darier).

Incerte sono le cognizioni sulla presenza o meno di nuclei nelle cellule cornee: mentre alcuni autori ritengono che le cellule più vicine al lucido li posseggano ancora, altri ne negano l'esistenza per tutto lo spessore del corneo.

Retterer sarebbe riuscito a metterli in evidenza mediante previo trattamento con alcali. Kölliker li avrebbe constatati, ma solamente nei genitali. Rabl li ha veduti oltrechè in tali regioni anche negli infundiboli pilari e nelle vicinanze.

Merck sostiene addirittura l'esistenza di nuclei viventi nell' interno delle cellule cornee pure viventi. Essi si troverebbero in un particolare stato di incolorabilità o acromofilia o acromasia, e riassumerebbero il loro potere di colorabilità per effetto di forti irritazioni (olio di croton).

Unna ritiene poco corretto affermare che le cellule cornee sono prive di nuclei; giacchè, secondo esso, i nuclei epidermoidali scompaiono non già per dissolvimento, ma per raggrinzamento, spezzettamento, e le loro reliquie possono ancora rinvenirsi nelle lamelle più esterne del corneo.

Per ciò che riguarda la struttura della cellula cornea si hanno le seguenti opinioni principali.

Ranvier, e dopo di lui la maggior parte degli autori francesi, descrivono la cellula cornea come una vescicola ripiena di grasso.

Unna la definisce un elemento che nel suo complesso costituisce un tessuto duro, secco, più o meno trasparente, che non si scioglie nei liquidi digerenti, ma, dopo l'azione di questi, si riduce allo stato di involucro di cheratina indigeribile.

Per Kromayer, la cellula epidermica normalmente corneificata, è costituita da un mantello corneo e da un contenuto cellulare privo di qualsiasi struttura, all' infuori della cavità nucleare.

La cellula cornea, completamente cheratinizzata è, secondo Darier, un elemento privo di nucleo e pieno di grasso.

Zander distingue due varietà di cellule cornee: le cellule tipo A d'aspetto areolare od anche alveolare, e le cellule tipo B d'aspetto lamellare; le prime si trovano nella cute palmare e plantare, le altre nel rimanente del corpo. Gli si obbietta (Kölliker) per òche dopo l'azione della digestione od anche della potassa entrambe le categorie cellulari assumono il medesimo aspetto. Behn avrebbe trovato il tipo A anche in altre regioni che non siano il lato palmare o plantare; forse perchè il tipo A, secondo Unna, si troverebbe nelle zone medie del corneo di queste due regioni.

Brunn e Stöhr considerano la corneificazione di questo strato come totale.

Blaschko, Krause e Rauber pensano all' esistenza di una rete endocellulare corneificata.

Apolant, Zander, Grosse, Rabl connettono il processo di corneificazione alla fibrillatura cellulare che essi considerano come un reticolo corneificato.

La presenza di fibrille nello strato corneo è sostenuta da Rabl, Ranvier, Zander, Unna, Blaschko, Weidenreich, negata invece da Kromayer, il quale ritiene con Kölliker che il supposto reticolo non sia altro che un precipitato dovuto ai cromati (giova notare che Rabl e Blaschko' raccomandano appunto questi liquidi per la dimostrazione delle fibrille nel corneo). Secondo Weidenreich e Merk queste fibrille sono distribuite per tutto il corpo cellulare; dal denso reticolo che costituisce il mantello cellulare esse irradierebbero nell' interno. Il contorno delle cellule cornee sarebbe secondo Weidenreich leggermente dentellato.

Rabl condivise dapprima lo stesso parere poi mostrò di far differenza fra il mantello costituito da un denso reticolo fibrillare, e le dentellature che si osserverebbero dal lato della cellula le quali sarebbero invece in relazione colla membrana, che col rigonfiamento del contenuto cellulare diventa liscia.

Nello strato corneo accanto agli avanzi fibrillari si descrive da taluni un' altra sostanza, che sarebbe il residuo della primitiva sostanza fondamentale, frammischiata a prodotti di trasformazione dell' eleidina (paraeleidina di Weidenreich).

Rausch, col sussidio di particolari manualità tecniche (macerazione in acido salicilico, in siero, in H_2O_2; conseguente mordenzamento con prussiato rosso e poi colorazione con bleu policromo) riesce a differenziare due categorie di cellule: le une colorantesi con tale metodo in rosso, che viene reso più intenso dagli alcali e dagli acidi forti; le altre in azzurro, facentesi violette sotto l'azione degli stessi reattivi.

Lo sgrassamento oppure l'osmizzazione preventiva modificano le tinte della colorazione cellulare.

La superficie (Relief der Zelle dell' autore) appare punteggiata, colorata prevalentemente in azzurro, però con predominanza del violetto nelle cellule rosse, dell' azzurro in quelle azzurre; il colorito stesso delle cellule è complessivamente dato da quello della punteggiatura.

Tale fatto compare anche in cellule completamente sgrassate, non si può attribuirlo quindi al contenuto in grassi; la punteggiatura parrebbe piuttosto essere in rapporto cogli avanzi rudimentali delle fibrille.

Collo stesso metodo di Rausch, Bergmann studia le cellule cornee e viene al risultato che i punti in rilievo non stiano alla superficie, ma traspaiano attraverso fini involucri di cheratina A dall' interno, e che rappresentino in parte le ultime diramazioni delle antiche fibrille (cheratina B), e in parte delle albumose.

Ernst descrive come particolari costituenti delle cellule cornee dei granuli che si colorano col Gram (e modif. Flemming, Kromayer) e che egli chiama granuli di cheratina. Kromayer però li ritiene prodotti di precipitazione dovuti all' alcool.

Mac Leod condivide l'opinione di Ernst e li raccosta, anzi li identifica alle spine descritte da Rausch (cheratina B di Unna). Siccome Bergmann tende a ritenere i rilievi puntiformi di Rausch come gli avanzi delle fibrille, i granuli di Ernst verrebbero ad assumere lo stesso significato.

Merian, facendo digerire le sezioni in acido cloridrico 1% per 12—36 ore, trova che le cellule cornee non si colorano più coi metodi di Ernst e di Rausch, mentre le cellule libere, sottoposte allo stesso reattivo mostrano ancora le granulazioni di cheratina B e delle albumose. Da ciò l'autore conclude che le granulazioni sono contenute nell' interno della cellula, e sulla sezione quindi rimangono attaccabili dal reattivo che al contrario non riesce ad attraversare gli involucri cornei delle cellule intatte. I granuli di Ernst e di Rausch vanno quindi considerati come prodotti di corneificazione ma non come cheratina.

* * *

Riguardo alla tecnica raccomandata dai diversi autori, lasciando a parte quella di Unna essenzialmente basata su principii biochimici, non molto vi è da dire. Si considera il tessuto corneo come un tessuto morto, mal colorabile, e pochi autori quindi si sono preoccupati della tecnica.

Mamurowsky, nel suo quadruplice metodo colora la cheratina in giallo (ac. picrico). Ernst, raccomanda il metodo di Gram per la dimo-

strazione dei particolari granuli da lui descritti; Ebbinghaus raccomanda il Goldorange, ma il metodo è incerto e non ha nessun carattere di specificità.

* * *

Per lo studio dello strato cheratinico io raccomando anzitutto di fissare in formolo e sezionare al congelatore. I pezzi da fissare devono essere sottili per facilitare la penetrazione del corneo in tutto il suo spessore ed evitare in tal guisa ogni artefatto di tecnica ed in pari tempo avere una fissazione rapida e totale del pezzo.

Si può volendo fare un'inclusione in paraffina; il solvente più adatto è allora il benzolo; gli altri penetrano male ed incompletamente nel corneo, in ogni caso coll' inclusione una parte di cheratina può andar distrutta.

Le sostanze coloranti che hanno maggiore affinità per lo strato cheratinico sono: la Tropaeolin 000, la Tropaeolin N. I, la Crocein 3BX, la Brillantcrocein 3BX, il Tuchrot, la Brillantcrocein 00, la Croceinscharlach, il Rosso Congo, la Roseazurine B, il Diaminviolett, il Palatinschwarz B, il Brillantalizarinblau R, il Saurebraun B, il Diaminblau 2B, il Dianilblau B, G, 2R, il Diaminrot 4B, il Diaminechtrot, il Diaminbrillantblau G, l'Azoviolett, l'Oxydiaminschwarz, il Rouge St. Denis, il Benzoscharlach, il Verde malachite i Violetti acidi 7B e 3R, e le Fenilrosaniline in genere, l'Indulina e la Nigrosina solubili in acqua, il Nero di Anilina, l'Isodiphenylschwarz, il Rosso di Chinolina.

Con alcuni colori si può mettere specialmente bene in evidenza il contorno cellulare, la membrana; così colla ematcina alluminata, col Biebricher Patentschwarz RO, col Rosso Congo, col Saureviolett 7B, coll' Echtrot, col Pyrrolblau, col Methylwasserblau, colla Purpurina, col Verde diazina, coll' Azzurro di indoina, colla Porpora di Hesse e via dicendo.

Altre sostanze, oltre la membrana dimostrano la fibrillatura del corneo, che si vede specialmente bene col Violetto ametista, col Violetto di metilene RRA, colla Nitroalizarina, l'Antrapurpurina, la Purpurina, il Saureviolett 7B, il Bleu di fenilene, la Purpura di Hesse.

I colori che hanno le maggiori affinità per i contorni delle cellule cornee (membrane cellulari) sono in genere colori prevalentemente basici che tingono quasi sempre la cheratojalina e lasciano invece incoloro il lucido, e qualche volta tingono lo strato cheratinogeno. Alcuni hanno affinità per il collageno e l'elastina.

Mediante altre sostanze coloranti si può nel corneo dimostrare bene non più il contorno cellulare che appare incoloro, in forma di una zona

chiara posta attorno alle cellule, ma il contenuto cellulare stesso. Tali sono il Congocorinth G, il Rosso Congo, il Diaminogenschwarz, il Pyrrolblau, l'Echtscharlach B, il Brillantschwarz, il Thiazinrot, ma sopratutto il Dianilblau 2R, il Diaminviolett, il Columbiaschwarz, l'Indulina e la Nigrosina solubili in acqua, il Nero di anilina solubile in acqua, l'Anilinblau solubile in acqua, il Chinablau (Badische F.-Fabrik), il Saureviolett 7B, il Pyrrolblau, l'Echtrot, il Wasserblau, il Methylwasserblau, la Purpurina, il Verde diazina, l'Azzurro di indoina, la Porpora di Hesse.

I colori che meglio servono per dimostrare il contenuto cellulare del corneo sono: l'Indulina solubile in acqua, il Dianilblau 2R, il Diaminviolett, il Columbiaschwarz, il Nero di anilina solubile in acqua, la Nigrosina, l'Azzurro d'anilina all'acqua, il Chinablau (Badische F.-Fabrik).

Oltre a tutte le affinità coloranti naturali che, ho ricordato, io ho potuto fissare anche alcuni altri metodi che, sotto certi aspetti, possono assurgere al significato di reazioni microchimiche.

Ricorderò i principali:

I — Se si ossidano le sostanze seguenti con vanadato di ammonio (Sost. colorante gr. 1, vanad. di NH_4 gr. 0,5, H_2O cc. 100, portare all' ebullizione per qualche minuti, lasciar roffreddare), il prodotto che ne deriva ha una spiccata elettività per la cheratina. Così è che col:

Prod. di ossid.	della	Galleina	la cheratina	è rosso violetta
»	»	Ceruleina S	»	» verde cupo
»	»	Gallocianina	»	» lilla
»	»	dell' ac. pirogallico (differ. con ac. acetico 1%)	»	» nerastra

II — Se si porta all' ebullizione una miscela acquosa di Victoriaviolett e di cromato neutro di NH_4, il liquido nerastro che ne risulta tinge in bruno il corneo.

III — Se si sottopone la pelle ad una cromizzazione primaria intensa, cioè se si fissano piccoli pezzetti di pelle per lungo tempo in liquidi ricchi di ossido di cromo o fatti di miscele forti di bicromati (ad es. polibicromati) e, si sezionano, previa o meno inclusione, si osserva che numerosi colori di anilina vengono ad assumere un' affinità fortissima per la cheratina. Fra i più importanti ricorderò i seguenti:

Indulina (e risp. Nigrosin) Spiritlösl. (differenz. con un acido o con liq. di Weigert)	cheratina violetta cupo

Nero d'anilina	cheratina	nera
Chinolinrot	»	aranciata cupo
Neutralblau	»	violetta cupo
Basler Blau	»	bleu cupo
Echtneutralviolett (trattam. successivo con soluz. 1% di idrossilamina)	»	azzurra
Paraphenylenblau (differenz. con soluzione ac. satura di picrato di NH_4)	»	bleu cupo
Thiogenpurpur (e poi ac. picrico acquoso)	»	nera

Fra le colorazioni più elettive ricorderò quelle ottenute coll' Echtneutralviolett, col Neutralblau, col Basler Blau, col Thiogenpurpur. E' bene far agire il colore per una notte.

Da quanto ho complessivamente esposto, risulta che, accingendosi a studiare il corneo nella sua più intima struttura, occorre tener presente quello che si vuol vedere; ossia:

I — Se si tratta puramente di dimostrare la presenza di cheratina, allora io consiglio specialmente il Dianilblau 2R, oppure l'Indulina w. l.; od anche la Nigrosina, il Chinablau (Badische F.-Fabrik.), l'Anilinblau w. l., o il Wasserblau e derivati, l'Anilinschwarz w. l., il Columbiaschwarz, il Diaminviolett, il Diamingrün.

La tecnica è molto semplice.

1. Si colora con una di queste sostanze (il Dianilblau 2R sopratutto!) in soluzione acquosa concentrata 1—2%, per 3'—5'—10'. Non si ha quasi mai una colorazione in eccesso.

2. Si lava brevemente in acqua.

3. Si passa in alcool assoluto; benzolo, xilolo; balsamo o damar.

La cheratina è colorata in maniera molto netta e intensa in violetto (Dianilblau 2R), o rossiccio (Diaminviolett), o azzurro (Chinablau, Anilinblau w. l., Wasserblau), o bleu cupo (indulina) o brunastro (Nigrosina, Nero d'anilina, Columbiaschwarz), o verde (Diamingrün B, G).

II — Quando si voglia invece vedere la distribuzione della cheratina, ossia di indagare se il tessuto in esame è fatto di eleidina o di cheratina, o di entrambi assieme, e in quali proporzioni, allora si possono usare metodi che risultano dall' associazione di un colore elettivo del lucido, possibilmente di un altro elettivo dei limitanti, e finalmente di un reattivo della cheratina. Anche qui come nello studio delle varie

porzioni del lucido non si può purtroppo usufruire delle combinazioni che dal grande numero di sostanze ricordate si potrebbe a tutta prima dedurre.

Ricorderò fra le combinazioni possibili:

Miscele		Risultato	
Reattivo dell' eleidina	Reattivo della cheratina	Eleidina	Cheratina
Rödamin B 1% p. 2	Indulin w. l. 2% p. 3	Rossa	Bleu cupo
»	Wasserblau 1% p. 3	»	» chiaro
»	Dianilblau 2 R 1% aa.	»	Violetto
Trypanrot 2% p. 1	Pyrrholblau 2% p. 2	»	Bleu cupo
Eosin AG[1]) 1% p. 4	Methylwasserblau 1% p. 5[2])	»	Azzurro
Kristallponceau 1%	Victoriablau B 1% aa.	»	Violetto
Elyanthin 1%	Kongorubin 1% aa.	Gialla	Rosso
Chrysolin 1%	Indulin w. l. 1% aa.	»	Bleu cupo

Oltre a queste miscele vi sono però altri metodi che più particolarmente raccomando: i primi due servono a differenziare il lucido dal corneo. Gli altri due danno anche una netta differenziazione dei limitanti. Il terzo è una modificazione al metodo dato da Ehrlich per il sangue e basato sull'azione simultanea dell' eosina, dell' aurantia, dell' indulina. Il terzo e il quarto servono specialmente come metodi di orientamento, in quanto che con essi si possono vedere esattamente la topografia e la estenzione dell' eleidina, della cheratina e delle rostanze eleidinogena e cheratinogena.

I — Metodo Rhodamin B — Dianilblau 2R.

1. Colorazione per 2'—5' con soluzione acquosa di Rhodamin B all' 1%.

2. Lavaggio in acqua.

3. Controcolorazione con soluzione acquosa all' 1% di Dianilblau 2R, 2'—3'.

4. Lavaggio in acqua.

5. Alcool assoluto — Benzolo — Xilolo — Damar. Lucido rosso; corneo bleu violetto.

II — Metodo Tolanrot — Diamingrün.

1. Colorazione per 3'—5' con soluzione acquosa di Tolanrot B 1%.

2. Acqua distillata.

[1]) Si possono usare altre marche di eosina all' acqua.

[2]) Anche l'anilinblau w. l. serve bene; la miscela non è che quella di Mann con proporzioni differenti.

3. Controcolorazione con soluzione acquosa di Diamingrün G 1% per 2'—3'.

4. Lavaggio in acqua.

5. Alcool assoluto — Benzolo — Xilolo — Damar. Il lucido è rosso vivo; la cheratina è verde olivo; col Diamingrün B invece è verde foglia. Al posto del Tolanrot può adoprarsi il Cromazonrot A o l'Azorubina.

III — Metodo all' Eosina — Aurantia — Indulina.

1. Colorazione per 5'—10'—20' (non si ha mai una colorazione in eccesso) nella seguente miscela:

Soluzione acquosa al 0,5 % di Aurantia
» » all' 1 % di Eosina
» » al 2 % di Indulina w. l.
} a a. p. e.

Delle eosine le più adatte sono: la Eosin w. l. nelle sue varie marche. la Safrosina, la Methyleosin.

2. Breve lavaggio in acqua.

3. Alcool assoluto, dove si differenziano sopratutto gli strati limitanti.

4. Alcool assoluto — Benzolo — Xilolo — Damar.

La cheratojalina è rosso ciliegia o porpora o violetta; la eleidina è giallo oro; le sostanze eleidinogene e cheratinogene sono rosse; la cheratina è brunastra.

Il metodo non serve affatto con sezioni appiccicate. Una colorazione nucleare antecedente giova poco: si può tutt' al più usare il carmallume.

IV — Metodo all' Eosina — Orange G — Wasserblau.

1. Colorazione per 5'—20' nella miscela seguente:

Soluzione acquosa al 5% di Orange G cc. 2
» » all' 1% di Methyleosin cc. 3
» » all' 1% di Wasserblau cc. 4

2. Breve lavaggio in acqua.

3. Differenziamento in alcool assoluto.

4. Alcool assoluto — Benzolo — Damar.

L'eleidina è aranciata o giallo oro; i limitanti rossi o rosso aranciato, il corneo azzurro.

In luogo della Methyleosin può usarsi la Eosin w. l. nelle sue varie marche; in luogo dell' Wasserblau, il Chinablau (corneo azzurro cupo), oppure il Methylblau o il Methylwasserblau (c. bleu violaceo), il Dianilblau 2R (bleu violetto).

Il metodo serve anche per sezioni attaccate al vetro.

Ricorderò ancora che, se dopo i metodi Rhodamin B-Viktoriablau, oppure Monophenylrosanilin-Rhodamin, oppure Eosin-Gallein, ecc.,

si pratica una colorazione col Nero d'anilina, o col Columbiaschwarz[1]), si possono avere spesso buone reazioni coloranti che permettono di studiare in maniera esatta le varie zone appartenenti al lucido, al corneo e ai limitanti.

III — Per la dimostrazione delle membrane del corneo servono bene i metodi indicati per lo studio della funzione fibrillare. Sono ottime poi le reazioni che descriverò nella parte microchimica. Accennerò di più alla Purpurina e alla Purpura di Hesse, che le colorano in rosso.

IV — Per lo studio delle fibrille servono in linea generale assai bene gli stessi metodi indicati a proposito del corpo di Malpighi, e specialmente quelle al Victoriablau B + Kristallponceau. Vi è però un altro metodo che a questo scopo è forse superiore, ed è il seguente

Soluzione acquosa di Indulinscharlach 1% 5'—10'; acqua distillata; soluz. acquosa di Indoinblau 1% 2'—3'; acqua distillata; alcool assoluto; xilolo; balsamo.

Con questo metodo si ha una intensa colorazione azzurra della cheratina filamentosa e relativa membrana.

Nella cellula cheratinica noi dobbiamo prendere in considerazione i prodotti della ulteriore trasformazione subita dalle varie parti che abbiamo lasciato nel lucido: quindi avanzi dei nuclei, fibrille, eleidina, membrana cellulare.

Quanto al nucleo, quale sia l'involuzione subita, noi la conosciamo. Occorre però osservare che mentre nella massima parte dei casi si può nel corneo constatare un' area chiara, tondeggiante corrispondente alla sede dell' antico nucleo, altre volte non si osserva più nemmeno questa.

Se si esamina una sezione di cute fissata in formolo, inclusa in paraffina con benzolo opp. cloroformio, lavata in acqua, e chiusa in balsamo senza colorazione accade talora di vedere delle specie di goccioline risplendenti (soprattutto a diaframma molto chiuso) le quali rappresentano semplicemente gli avanzi del nucleo del corneo; ciò si vede tanto nella porzione cheratinica quanto in quella eleidinica; (le goccioline sono più grandi in questa che in quella). Se si colora con nigrosina oppure con indulina solubile all' alcool, questi avanzi di nuclei appaiono leggerissimamente tinti in azzurro pallido.

---

[1]) V. III. nota. Produzione eleidinica.

Questi reperti lasciano sospettare che nella maggioranza dei casi, quando cioè non si vedono le formazioni descritte, ma invece un' area chiara centrale, quest' area non sia vuota, ma piena di una sostanza amorfa e acromatica, che coi metodi e coi reattivi che finora possediamo non si riesce a colorare.

In ogni modo nello strato cheratinico normale non si può riscontrare alcun nucleo che si colori colle sostanze basofile solite.

Colorata colle sostanze che prediligono il protoplasma in particolar modo coll' Indulina o il Diaminviolett o il Dianilblau 2R, la cellula cheratinica si mostra sotto forma di un elemento allungato che poi via via aumenta nel suo diametro trasversale (posto cioè in senso perpendicolare alla superficie della pelle) e assume così un aspetto lontanamente poligonale, più o meno globoso, mano mano che si sale verso l'alto.

Ma la morfologia di questo elemento si presenta sotto diversi aspetti secondo il tipo di cheratinizzazione subita. In un primo tipo si può vedere al centro un' areola chiara ed incolora, avanzo dell' antico nucleo e alla periferia una sottilissima listerella incolora la quale altro non è che la negativa della membrana dimostrabile con altri reattivi.

Il protoplasma ha un aspetto o omogeneo o lontanamente fibrillare; è eccezionalissimo vedere una parvenza più o meno lontana di granulazioni.

Esso appare sopratutto condensato attorno al nucleo; in vicinanza del lucido è più intensamente colorabile e quivi appaiono anche zolle di sostanza che risultano essere il prodotto di disfacimento della cheratina.

Il passaggio fra lucido e corneo è graduale; mano mano che vanno diradandosi le cellule cheratinogene, appaiono a poco a poco, scarsi ed isolati, gli elementi cheratinici, molti dei quali sono ancora incompleti colla massa cheratinica limitata ad una zona avente aspetto di una falce o di una semiluna più o meno addossata al nucleo. Molte cellule sone allungate, assottigliate, d'aspetto atrofico. Dove più densi sono gli elementi essi appaioni serrati gli uni contro gli altri in forma di un mosaico abbastanza regolare.

Progredendo verso l'alto l'area chiara va perdendosi finchè in una zona che dalla metà circa dello strato corneo arriva all' esterno, si notano elementi grossolanamente poligonali, tozzi, pieni di sostanza cheratinica, disposti ad embrice l'uno sull' altro e separati solo da uno strettissimo spazio chiaro.

Nella parte più esterna si nota una specie di condensamento, di compressione delle varie cellule, le quali però non giungono mai al punto di fondersi. In questa forma di cheratinizzazione, volendo sottilizzare, si

può al di sopra del cheratinogeno, distinguere una prima zona cheratinica con elementi aventi l'area chiara centrale, una seconda zona mediana con cellule piene di cheratina, nelle quali è scomparso anche il nucleo, e finalmente un ultimo strato esterno compatto e più intensamente colorabile.

Altre volte tutte le cellule sono provvedute dell' area chiara centrale fino al limite più esterno, e può accadere ancora che le cellule stesse vadano perdendo la loro tingibilità finchè diventano completamente incolore[1]).

Sul polpastrello delle dita tale forma di cheratinizzazione si osserva con estrema frequenza, altre volte però essa appare sotto altro aspetto, che può riscontrarsi anche non di rado quando si esaminino altre zone delle regioni palmari e plantari.

Si vede cioè che il corpo cellulare è più o meno riccamente fornito di fibrille, o filamenti che sembrano attaccarsi alla membrana e che sono più o meno grossi e rettilinei. Sono sopratutto abbondanti in corrispondenza delle cavità interpapillari, da cui si dirigono verso l'alto, in forma quasi di sepimenti rettilinei, dai quali irradiano, a guisa di barbe di piume, fasci laterali. Si nota quasi sempre l'area centrale chiara negli elementi, i quali sono nelle parti più alte compressi e schiacciati l'uno contro l'altro: le fibrille possono non essere più rilevabili.

Nella prima forma di cheratinizzazione noi abbiamo una evoluzione cheratinica endocellulare, parenchimale, nel secondo invece essa si effettua a spese della sostanza filamentosa e della membrana, lasciando chiare ed incolore le zone interfilamentose: abbiamo cioè un tipo di cheratinizzazione che potremmo chiamare filamentosa o fibrillare.

È degno di nota il fatto che in linea generale le sostanze che colorano il contenuto endocellulare della cheratinizzazione parenchimale, cioè i reattivi della cheratina per eccellenza, tingono invece la membrana e i filamenti nel tipo di cheratinizzazione filamentosa.

È ovvio soggiungere che si hanno anche forme miste di cheratinizzazione filamentoso-parenchimale. E nelle forme più spiccate si può avere un contenuto cellulare specialmente ben colorabile con l'Indulina, il Diaminviolett, il Dianilblau 2R e un apparato filamentoso rudimentale o sviluppato ben dimostrabile con la Victoriablau B-Kristallponceau.

Il corneo dove è più spesso presenta moltissime volte delle vaste spaccature contenenti gas o liquidi in piene zone cheratiniche.

[1]) Non bisogna confondere queste zone che non posseggono piú alcuna tingibilità, con le zone eleidiniche che si trovano in seno al corneo.

Se si esaminano altre regioni nelle quali il corneo (e l'epidermide complessivamente) è poco rilevante, vale a dire quasi tutto l'ambito cutaneo, si trova una forma tutta caratteristica di cheratinizzazione. Si vede cioè al di sopra del lucido una zona più o meno sviluppata, che è costituita da un reticolato a maglie oblunghe orizzontali. Questo reticolato non è altro che l'assieme delle cellule cornee in cui solo la membrana si è corneificata e che sono vuote di contenuto.

Alcune poche presentano un residuo di protoplasma che si colora però sempre meno intensamente della membrana, alla quale si attacca; si osservano così sino a 6—8 file di elementi embricati vuoti, in cui solo la membrana è corneificata; e che quindi rappresenta un tipo di corneificazione lamellare o membranosa o membranacea.

Se si considera che in questi strati la produzione fibrillare a livello del corpo Malpighiano è minima, e che quella poca prodottasi, si è in seguito addossata alla membrana che è andata costituendosi, e paragoniamo ciò a quanto si osserva nelle zone con rigogliosa produzione fibrillare o con ricco strato cheratinico, possiamo riscontrarvi un nesso logico fra queste funzioni. Si potrebbe quindi esprimere la formula:

Apparato filamentoso abbondante → Cheratinizzazione filamentosa.
Produzione cheratojalinica rigogliosa → Cheratinizzazione parenchimale.
Apparato filamentoso rudimentale → Cheratinizzazione membranosa.

Naturalmente tale schema è non sempre applicabile, dato il carattere talora estremamente variabile del processo di cheratinizzazione.

Il tipo membranoso di cheratinizzazione è molto sviluppato a livello del dorso della mano e della pelle perianale.

Nella prima regione può aversi uno strato alto quanto nelle regioni palmari e plantari colla differenza che là il tipo è parenchimatoso, o filamentoso, qua invece è membranaceo. Anche il contenuto della cellula può qui subire l'evoluzione cheratinica, ma si ha allora una massa amorfa, sempre pallidamente colorata che si differenzia nettissimamente dai tipi sopradetti. Esiste quasi sempre uno spazio centrale chiaro più o meno ampio.

Dove la cute ha l'aspetto morbido, ma nello stesso tempo è tenace e non molto grassa, la corneificazione assume un tipo misto eleido-cheratinico: così ad esempio, nelle regioni malleolari si osserva un apparato filamentoso ben sviluppato, una zona cheratojalinica ben evidente e spesso molto ricca, un lucido pure rilevante e finalmente uno strato corneo relativamente alto, nel quale si osserva, framezzo ad una massa cospicua di cellule eleidiniche o cheratinogene, abbondanti elementi cheratinici parenchimatosi puri frammisti o associati in maniera diversa colle prime, e che

in tutto l'assieme formano un complesso abbastanza omogeneo e compatto del tutto caratteristico (tipo di corneificazione eleidoparenchimatoso).

In corrispondenza delle pieghe di flessione delle regioni palmari, delle regioni malleolari, del collo del piede e via dicendo, non si notano modificazioni notevoli del tipo cheratinico, ma piuttosto si ha un semplice avvallamento, oppure una discontinuità (e ciò specialmente quando la cheratinificazione è a tipo lamellare o misto). Alcune volte tale discontinuità è parziale, altre volte è profonda e rappresenta allora con probabilità l'inizio della formazione di ragadi, in altre parole l'inizio di un fatto patologico.

Dove il corneo è maggiormente spesso (ad es. nel calcagno) spesso la cheratinizzazione è a tipo misto: sopra un fondo che dà le reazioni dell' eleidina o più spesso della sostanza cheratinogena si elevano colonnati densi di elementi cheratinici parenchimatosi e filamentosi.

* * *

In conclusione noi possiamo trovare i seguenti tipi di cheratinizzazione:

I. Una cheratinizzazione a carattere che io chiamo parenchimatoso, nel quale si osserva come elemento cheratinico tipo, una cellula, provveduta di un' areola chiara centrale non colorabile, che corrisponde all'antico nucleo. di una membrana non cheratinizzata, di un contenuto fatto di una sostanza d'aspetto più o meno omogeneo, o quasi conglomerata, od anche grossolanamente granulosa che si colora coi reattivi della cheratina. Si può vedere qualche traccia di fibrillazione: l'area chiara può mancare.

II. Una cheratinizzazione a tipo filamentoso o fibrillare in cui la cheratinizzazione si effettua a carico dell' apparato fibrillare e della membrana.

III. Una cheratinizzazione a tipo lamellare o membranoso, in cui solo la membrana si è cheratinizzata, il contenuto che ha subito l'evoluzione eleidinica si è svuotato, o tutt' al più ha ceduto il posto ad una sostanza che dà debolissimamente le reazioni della cheratina.

IV. Un tipo eleido-parenchimatoso: nello spessore del corneo si osserva come un fondo di sostanza eleidinica, e immerse in esso più o meno abbondanti cellule aventi subìto la cheratinizzazione parenchimatosa.

V. Tipi misti in varia maniera: filamentoso-parenchimale, membranoso-parenchimale, e via dicendo.

VI. Negli stadi più avanzati, dove più spesso è il corneo si può osservare solamente una massa amorfa o quasi che non si colora più con alcuno dei reattivi.

La cheratinizzazione parenchimatosa si osserva con frequenza al polpastrello delle dita, quella membranosa nella massima parte delle regioni del corpo, specialmente sul dorso della mano dove è straordinariamente sviluppata, quella filamentosa sul palmo della mano e sulla pianta dei piedi.

Dove lo strato corneo è più spesso e si ha come la formazione di un callo, la corneificazione avviene secondo l'ultimo tipo.

In alcune zone, dove le cellule non si colorano più nè coi reattivi del corneo nè con quelli del lucido, si vedono solamente più i contorni cellulari, racchiudenti o qualche zolla cheratinica o un ammasso cellulare debolmente colorato coi reattivi della cheratina stessa, o infine qualche avanzo fibrillare.

Qualcuno può obbiettare che la distinzione dei vari tipi di cheratinizzazione è una semplice parvenza dovuta al fatto che alcune parti sono più colorate di certe altre con speciali reattivi. Ma l'obbiezione non regge. Quelle stesse sostanze (sopratutto l'Indulina e il Dianilblau 2R) che nella cheratinizzazione lamellare tingono di predilezione la membrana, in quella parenchimatosa tingono invece il contenuto e nelle zone miste le colorano entrambe, e in quella filamentosa gli avanzi fibrillari e le membrane, e così via dicendo.

Ciò prova che la cheratinizzazione avviene a carico di questa o di quest' altra parte della cellula a seconda che le condizioni funzionali lo richieggono; dimostra per di più che non è esclusivo dell' apparato filamentoso o della membrana il subire l'evoluzione cornea.

Un' altra deduzione si può trarre dai fatti sovra esposti: la membrana che abbiamo veduto costituirsi a livello dello spinoso e farsi evidentissima nel cheratojalinico e negli strati successivi non è di natura cheratinica, ma è destinata a divenirlo o no a seconda del tipo di cheratinizzazione subìta. È certo che la trasformazione si avvera più precocemente e più evidentemente nel tipo filamentoso e lamellare.

Senza dilungarmi a discutere i reperti di Ernst, Zander, Behn, Rausch, Bergmann, Judin, Merian ecc. che in certi punti differiscono dai miei, mi limiterò a far rilevare che, a mio parere, i vari tipi di elementi e le diverse formazioni vedute da questi autori corrispondono a cellule eleidiniche situate nel corneo e a elementi in preda a diverso tipo di cheratinizzazione.

Letteratura.

Apolant, l. c.
Behn, Arch. f. Mikrosk. Anatomie 1892, XXXIX, 581.
v. Bergmann, Monatsh. f. prakt. Dermat. 1909, XLIX, p. 151.
Blaschko, l. c.
v. Brunn, l. c.
Ebbinghaus, Zentralbl. f. allg. Pathol. und pathol. Anatomie, 1902, XIII.
Ernst, Zieglers Beiträge XXXI, XXI, XXII.
— Virchows Archiv CXXX.
— Zentralbl. f. allg. Pathol. XIX.
— Arch. f. mikrosk. Anat. XLVII 1896, 669.
Grosse, l. c.
Jampolski, Deutsche mediz. Zeitung. 1907. p. 7.
Judin, Monatsh. f. prakt. Dermat. 1909, XLIX, 141.
Kölliker, Gewebelehre d. Menschen, II ediz. 1889, t. I, p. 151.
Krause, l. c.
Kromayer, Zentralbl. f. allg. Pathol. Bd. IX. — Ziegler's Beiträge 1898.
Mamurowsky, Monatsh. f. prakt. Dermat. 1897, XIV, 211.
Mac Leod, Monatshefte f. prakt. Dermatol. XXVIII, 1899.
Merian, Unnas Festschrift, II, 1910, p. 184.
Merk, Arch. f. mikrosk. Anat. 1909, LXI, 525.
— Wiener mediz. Wochenschrift. 1902.
Rabl, D. Anat. Gesellsch. 1897.
Ranvier, l. c.
Rausch, Monatsh. f. prakt. Dermatologie, XXIV, p. 65.
Retterer, C. R. Acad. des Sciences 1883.
Stohr, Lehrb. der Histologie, 1906.
Unna, Trattato delle malattie della pelle di Ziemssen, traduzione italiana, Napoli 1894 t. 1.
Weidenreich, l. c.
Zander, Arch. f. Anat. und Physiol., Anat. Abt. 1886, p. 284 e 1888, p. 53.
— Arch. f. Anat. und Entwicklungsgeschichte, 1886.

Spiegazione della tavola XXI.

Fig. 1. Tipo di cheratinizzazione parenchimale (Schematica).
Fig. 2. Tipo di cheratinizzazione filamentosa (id.).
Fig. 3. Tipo di cheratinizzazione membranosa (id.).

Fig. 1.

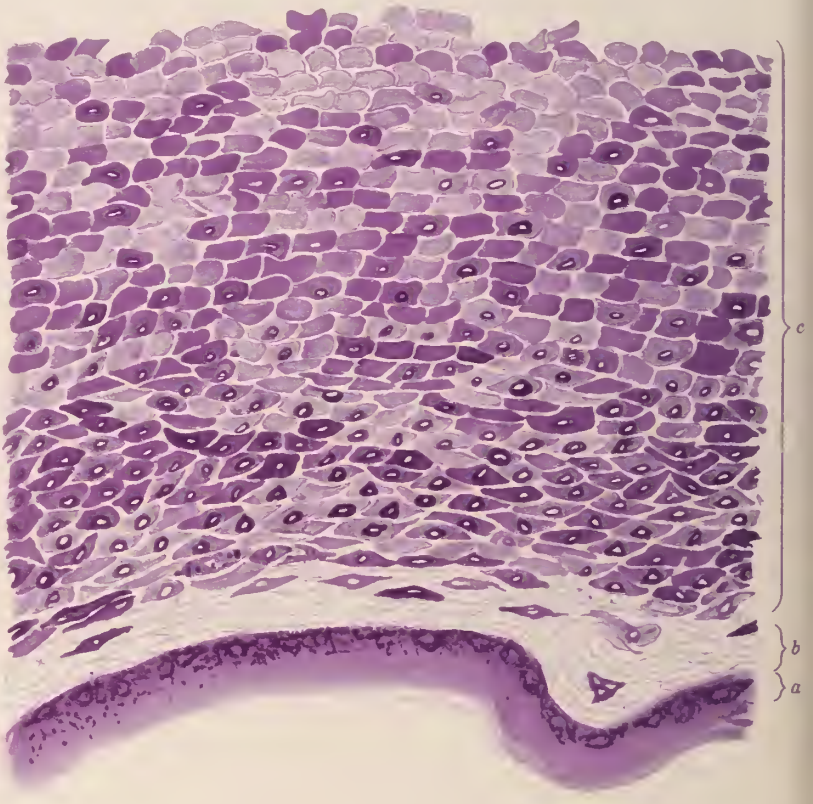


Fig. 3.

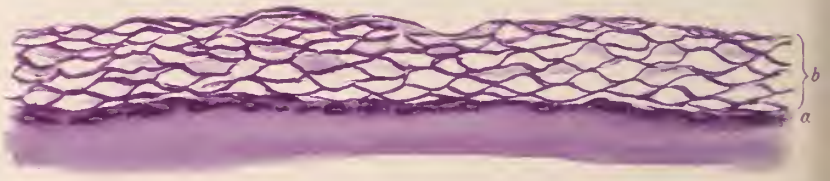
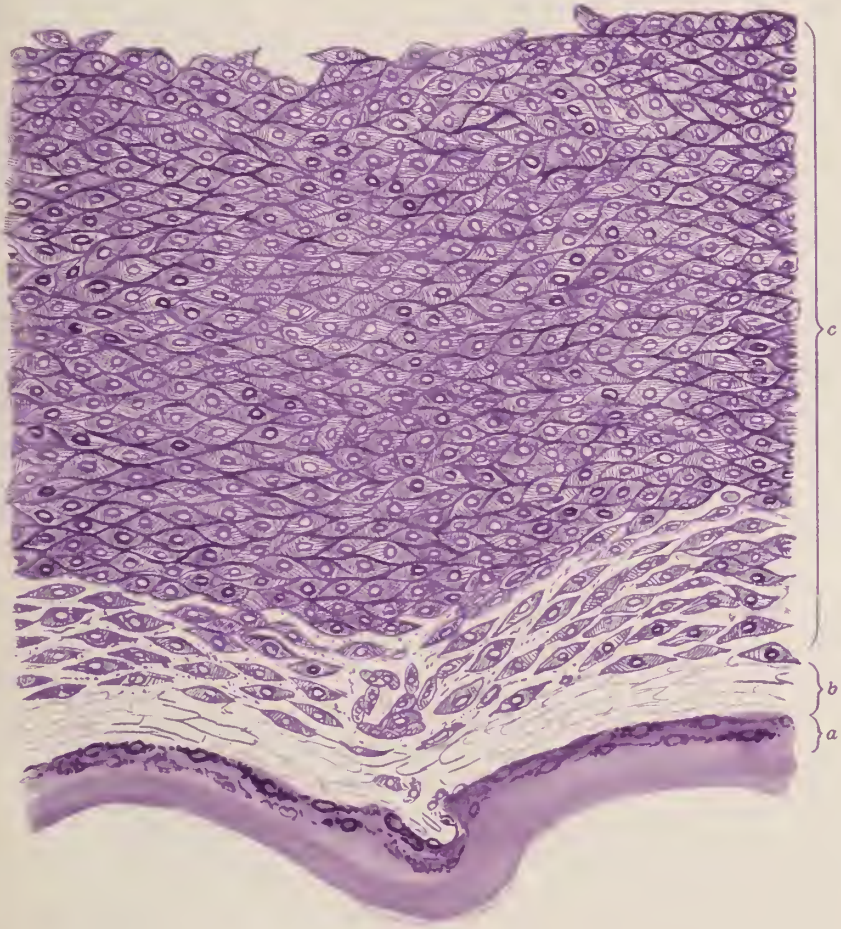


Fig. 2.



n u. Leipzig

Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.

(Aus dem anatomischen Institut München).

Über den feineren Bau quergestreifter Muskeln.

Von

H. Marcus (München).

Mit Tafel XXII—XXIV und 7 Textfiguren.

(Eingegangen den 4. Dezember 1919.)

Inhaltsübersicht.

Seite

Einleitung. Fragestellung. Nomenklatur 393
Material. Fixierung, Färbung, Photographie in ultraviolettem Licht 395
Sarkoplasma, Sarkolemma, Sarkoplasmakörner. Elementarleisten und ihre Färbbarkeit (Holmgrens Arbeiten), ihre feinere Struktur. Grundsubstanz, Begrenzungsschichte, Fibrillen 398
Querstreifung 411
Statik 415
Beobachtungen bei anderen Objekten 422
Mechanik. Die Kontraktionserscheinungen 426
Zusammenfassung 436
Literaturverzeichnis 438
Tafelerklärung 440

Einleitung.

Ausgehend von Untersuchungen an Hirudineenmuskeln, wo ich bei der Verkürzung eine relative Abnahme der anisotropen Substanz zu beobachten glaubte, wollte ich diese Frage bei der quergestreiften Muskulatur nachprüfen. Daß bei der Kontraktion die Fibrillen sich verdicken, ist unzweifelhaft, strittig ist nur ob sie wie der ganze Muskel an Volumen gleichbleiben oder Flüssigkeit aufnehmend oder abgebend an Masse zu- oder abnehmen. Jede dieser Möglichkeiten wird von Forschern vertreten und es wäre von großer Wichtigkeit, dieses Problem einwandfrei zu lösen. Die Möglichkeit erschien mir dazu gegeben durch die schönen Untersuchungen von Holmgren an Libellenmuskeln, da dieser Autor für jede physiologische Phase der Muskelverkürzung entsprechende, stark voneinander getrennte histologische Bilder beschrieb. Ursprünglich war also

meine Absicht auf Grund dieser bahnbrechenden Untersuchungen von Holmgren die physiologische Phase auf den Muskelquerschnitt durch die Färbung zu bestimmen und dann genaue Messungen zu machen, um die Veränderungen im Verhältnis der isotropen- und anisotropen Substanz festzustellen. Diese Untersuchung erwies sich als zunächst nicht durchführbar, aber es ergaben sich doch so viele neue Beobachtungen, welche die Kenntnis von der Struktur der Muskelfibrille ergänzen, daß sie mir der Publikation wert erscheinen. Im wesentlichen handelt es sich hier um die Querstreifung im Kontraktionszustand, um die Statik der Muskelzelle und um die Hüllen der Fibrillen. Ein weiteres altes Problem ist das Verhältnis der von Kölliker zuerst näher beschriebenen Muskelsäulchen zur Muskelfibrille, die in moderner Fassung als Teilkörpertheorie von M. Heidenhain weiter ausgebaut worden ist. Diese Theorie beruht auf der Annahme, daß sich alle Fibrillen durch Längsteilung bilden, wobei die feinsten histologischen Fibrillen nur Komplexe von Metafibrillen sind, deren Dimensionen kleiner als das Auflösungsvermögen unserer besten Mikroskope und daher nicht sichtbar sind. Diese Muskelsäulchen sind wiederum nur Bündel von histologischen Fibrillen, die Muskelfasern Gruppen von Muskelsäulchen, und so entsteht eine homöotypische Reihe gleichartiger, aus Spaltung hervorgegangener Gebilde. Muskelfibrille wie Muskelsäulchen wären also wesensgleich und nur verschiedene Stufen, die von der imaginären Metafibrille zum präparierbaren Muskel führen. Im Gegensatz zu dieser Hypothese oder Theorie steht die Meinung, daß die Muskelfibrille ein Individuum sei mit besonderer Struktur, das eine weitere Aufsplitterung nicht erträgt. Ein kleinster Verband solcher Myofibrillen bildet ein Muskelsäulchen, welches bei Wirbeltieren durch protoplasmatische Zwischensubstanz mehr oder weniger von einander getrennt ist und auf dem Querschnitt die Cohnheimsche Felderung bildet. Meist freilich sind die Muskelsäulchen hier so dicht und fest miteinander verbunden, daß ein Muskelbündelchen oder eine Muskelfaser schwer zu analysieren ist. Dagegen lassen sich die Thorax- oder Flügelmuskeln oder die gelben Muskeln der Insekten leicht durch Zerzupfen in feinste Teile zerlegen und man spricht daher auch von fibrillären Muskeln. Es ist nun die Frage, ob es sich hier um Muskelsäulchen oder um Myofibrillen handelt. Eine Frage, die Kölliker beschäftigte und die er nicht mit Bestimmtheit zu entscheiden wagte, während Retzius diese Isolationsprodukte als Muskelsäulchen betrachtete, weil er noch feinere Fibrillen von ihnen ausgehend beobachtete und zeichnete. Für Heidenhain und seine Anhänger ist diese Frage überflüssig, da wie gesagt, Muskelfibrille und Säulchen nur Glieder einer Reihe, also nur quantitativ verschieden sind.

Ich werde später darauf zurückkommen und habe es nur vorausgeschickt, um die anzuwendende Nomenklatur zu bespreehen. Bei Libellen sind ja ganz eigenartige Verhältnisse. Ich werde die dureh Zerzupfen leicht zu isolierenden, feinsten Fasern der Flügelmuskeln »Muskelzellen« nennen, wobei ich mich von der Ähnliehkeit mit den Muskelzellen der Hirudineen leiten lasse. Bei beiden Tierarten ist um eine zentrale kernhaltige Sarkoplasmasäule, das Endoplasma von Holmgren, eine kontraktile Rinde gelegt und in dieser Rinde ist die anisotrope Substanz radiär angeordnet und alterniert auf dem Quersehnitt peripher mit der Zwisehensubstanz, dem Exoplasma. Die anisotrope Substanz hat die Gestalt einer reehteekigen Platte von geradem oder sehwachgewundenem Verlauf. In der Längsachse der Muskelzelle ist ein Untersehied mit der Muskulatur anderer Insekten nieht in die Augen springend, nur auf dem Querschnitt sieht man diese für die Libellen so eharakteristisehen anisotropen Bänder. Da man bei Libellen wegen dieser Form schleeht von Muskelsäulchen spreehen kann, übernehme ieh aueh für diese Gebilde die von Apathy für die Hirudineen geprägte Bezeiehnung »Elementarleisten« oder »Leisten« schlechthin. Diese bestehen also aus einem Komplex von Fibrillen, was ich sehon in einer früheren Mitteilung gezeigt habe. Soweit die Übereinstimmung der Muskelzellen bei Libellen und Blutegeln; der Hauptunterschied besteht in der Querstreifung und in der Mehrkernigkeit. Wie dieses letztere nun entstanden sein mag, ob aus Verschmelzung mehrerer Zellen zu einem Syuzytium oder dureh mehrfache Kernteilung in einer einzigen Zelle (was mir trotz Franz das Wahrscheinliehere erscheint), so bleibe ich bei der Bezeiehnung »Muskelzelle«, weil es eben ein morphologisch einheitliehes Individuum ist.

Material.

Zur Untersuehung dienten mir Wasserjungfern und zahlreiehe Larven, die ieh in versehiedenen Tümpeln von Münehens Umgegend fing. Mehrere Larven verdanke ieh der Liebenswürdigkeit von Dr. Sachse von der teiehwirtschaftlichen Versuehsstation in Vilshofen, dem ieh aueh hier bestens danke. Ich bestimmte die Larven naeh Ris als den Gattungen *Libellula*, *Aeschna*, *Lestes* und *Agrion* zugehörig. Da sie sieh histologiseh nieht weiter untersehieden, legte ich kein besonderes Gewieht darauf, eine vollständige Serie einer einzelnen Spezies zu erhalten. Am günstigsten für die jungen Stadien ersehienen mir die Agrioniden, weil hier die ganzen Tiere leicht in Serien sieh sehneiden lassen, so daß gewisse Zellgruppen sich als Muskeln bestimmen lassen, bei denen noch keine histologisehe

Differenzierung zu erkennen ist. Die Larven wurden in der Fixierungsflüsigkeit mit einem Scherenschnitt enthauptet und ein zweiter Schnitt trennte den hinteren Abschnitt des Rumpfes von dem vorderen mit den Flügelanlagen. Bei größeren Larven und Tieren wurde außerdem noch ein Medianschnitt ausgeführt. Die bei den Libellen vorgefundenen Resultate habe ich durch vergleichende Untersuchungen an andern Objekten auf breitere Basis zu stellen gesucht. Es wurden zum Vergleich eine Reihe andrer Insekten untersucht, besonders Hummel, Wasserwanzen und Gelbrandkäfer. Ferner Appendicularien und Wirbeltiere. Als Fixierungsflüssigkeit dienten vor allem die Flüssigkeiten von Flemming, Petrunkewitsch, Carnoy: Formol, Alkohol, Sublimat; gefärbt wurde mit Heidenhains Eisenhämatoxylin und nach Bendas Mitochondrienfärbung. In besonders ausgedehntem Maße habe ich die Nachvergoldung nach Apathy gebraucht, mit einer geringen Modifikation, die diese Methode auch für dünnere Schnitte verwendbar macht. Ist nämlich die Reduktion des Goldchlorids in der Ameisensäure im Licht gering gewesen und bringt man das Präparat zur Verstärkung wieder in die Goldchloridlösung, so verschwindet die vorhanden gewesene rote Färbung vollkommen. Das Objekt ist dann völlig entfärbt. Dies tritt aber nicht ein, wenn der Objektträger vorher in starken Alkohol getaucht wurde, der offenbar eine feste irreversible Verbindung schafft. Man kann die Nachvergoldung somit beliebig oft wiederholen um die Färbung zu verstärken, wobei aber zu befürchten ist, daß das Präparat opak wird. Die so gewonnenen Bilder sind von »negativer Goldfärbung« (Rollett), d. h. die Myofibrillen sind dunkelrot.

Als außerordentlich wertvolle Methode zur Erforschung der feinsten Strukturen erwies sich die Photographie mit ultravioletten Strahlen, die bei einer numerischen Apertur von 2,5 fast ein doppeltes Auflösungsvermögen besitzt als die stärkste homogene Ölimmersion von 1,4 numerischer Apertur. Herrn Professor Dr. O. Walkhoff verdanke ich eine große Anzahl solcher Aufnahmen und ich möchte ihm auch an dieser Stelle für den großen Aufwand an Zeit und Mühe meinen besten Dank aussprechen. Die Herstellung der Präparate für diese Ultra-Photographie ist nicht ganz einfach, da nur feinste 2 bis höchstens 5 μ dicke Schnitte durchlässig sind. Da Glas nicht gebraucht werden darf, ist man auf Quarzobjektträger angewiesen, die wegen der hohen Kosten nur in geringer Anzahl zu beschaffen sind. Es erfordert daher einige Mühe bis man das gewünschte Stadium auf den kleinen Objektträgern findet, besonders in den ungefärbten und durch Glyzerin stark aufgehellten Schnitten. Bei Zupfpräparaten liegt die Schwierigkeit hauptsächlich an der Ein-

stellung, weil die Fasern flottieren. Hat man sie bei der Chlor-Natriumflamme scharf eingestellt und dreht man dann die Mikrometerschraube, um die für die ultravioletten Strahlen des Cd.-Bogenlichtes richtige Einstellung zu gewinnen, so bekommt man häufig unscharfe Bilder, weil die Fasern eben nicht auf dem Objektträger fixiert sind und kleinste Schwankungen unvermeidlich sind. Auch die Einstellung gleich mit Immersion in der NaCl-Flamme, besonders bei den jetzigen schlechten Gasverhältnissen, ist bei den ungefärbten Präparaten nicht ganz mühelos. Ich habe daher in einzelnen Fällen die Präparate leicht nachvergoldet.

In früheren Mitteilungen habe ich einzelne Strukturverhältnisse der Libellen-Flügelmuskel geschildert, die ich hier ergänzen und durch bessere Bilder illustrieren will. (Marcus 1913, 1919, 1920).

Betrachten wir zunächst den Bau der ausgewachsenen Flügelmuskelzelle bei den Libellen, so erkennen wir, daß sie die Form eines hohen, bis etwa 5 mm langen Zylinders hat. Alle diese Muskelzellen sind zu größeren Bündeln vereinigt und liegen in Gruppen um eine Trachee. Aus einer Haupttrachee gehen meist parallel zunächst kleinere Äste ab, die sich schließlich pinselartig verbreiten und die Muskelfasern und Zellen umspinnen. Ein Eindringen in die Zelle habe ich trotz eifrigen Suchens niemals mit Sicherheit konstatieren können, im Gegensatz zu Holmgren und Kielich. Es passen sich die einzelnen Muskelzellen aneinander an und gewinnen dadurch einen polygonalen Querschnitt, eine isolierte Muskelzelle ist wie gesagt, zylindrisch. Die Muskelzelle besitzt eine membranartige Hülle, die sich bisweilen gut vom Zelleib abhebt. Es ist also eine deutliche äußere Hülle vorhanden (Taf. XXII, Fig. 15). Sie scheint eine Membran von gleichartigem Bau zu sein, nur dort wo die Elementarleisten an der Peripherie endigen, sind an dem Querschnitt dunklere Streifen zu sehen, an denen offenbar die Elementarleisten befestigt sind (Taf. XXII, Fig. 1). Statt dieser Striche, welche die ganze Dicke der Elementarleisten ausmachen, findet man manchmal auch zwei einzelne Punkte im Abstand der Elementarleistendicke, so daß es die Grenzschichten sind, die mit der Hülle zu verschmelzen scheinen (Taf. XXII, Fig. 3). Es ist also eine deutliche äußere Hülle vorhanden. Dagegen ist eine innere Grenzschicht, wie sie Apathy und ich 1913 bei Hirudineen beschrieben haben, mit gewöhnlichen Methoden nicht darstellbar. Es kann daher auch nicht Rinde und Mark scharf abgegrenzt werden. Man müßte denn eben, soweit Leisten reichen, von Rinde sprechen, im Gegensatz zum zentralen, leistenfreien Mark. Eine Photographie im ultravioletten Licht scheint mir die Berechtigung dieser Unterscheidung klar darzutun. Da sieht man nämlich zwischen je zwei zentralen Enden der Elementarleisten

einen deutlichen Querstrich verlaufen, der aber doch nicht einer richtigen Membran entspricht, sondern der innerste Zug der später noch zu besprechenden konzentrischen Querfaserzüge (Taf. XXII, Fig. 14) ist.

Die Elementarleisten sind in charakteristischer, schon Leydig (57) bekannter Anordnung, radiär gestellter Platten, welche im Zentrum der Zelle eine Sarkoplasmasäule ausgespart lassen (Taf. XXII, Fig. 9). Dieses Endoplasma, in dem die Kerne in langer Reihe angeordnet sind, ist sehr verschieden groß (Taf. XXIII, Fig. 24, 17, 18). Manchmal ist der Kern von einem breiten Protoplasmahof umgeben, dann wieder reichen die Elementarleisten ganz dicht an den Kern heran (Taf. XXII, Fig. 7). Ich habe mich nicht davon überzeugen können, daß diese Verschiebung im Verhältnis von Rinde und Mark ein Ausdruck wechselnder Funktion sei, doch soll später das noch besprochen werden.

Im Endoplasma sind zahlreiche Körner eingelagert, die in der Mitte nach Form und Größe unregelmäßig sind, während in der zwischen den Elementarleisten befindlichen Zwischensubstanz diese Sarkoplasmakörner regelmäßig auf der Höhe des Querstreifens liegen, und daher auch Q-Körner genannt werden und hervorragenden Anteil an dem Adspekt der Querstreifung haben. Diese regelmäßige Anordnung der Sarkoplasmakörner wird, wie ich später ausführen werde, durch Querfaserzüge bedingt, die an der Fig. 28 (Taf. XXIII) deutlich zu sehen sind. Die Sarkoplasmakörner sind oval, stark lichtbrechend und ihre Eiweißnatur wurde von Knoche (09) nachgewiesen. Sie verhalten sich gegen Färbungen verschieden, wie es Holmgren in ausführlicher Weise vortrefflich geschildert hat, und wie ein Blick auf Taf. XXII ohne weiteres anzeigt. Bei Goldfärbung bleiben sie meist ungefärbt oder schwächer als die Fibrillen. Daß sie eine wahre Membran besitzen und als Organelle aufzufassen seien, wie Holmgren will, davon habe ich mich nicht überzeugen können. In vielen Quer- wie Längsschnittbildern habe ich überhaupt nichts von ihrer Existenz gesehen (Taf. XXII, XXIII, Fig. 5, 3, 12, 8, 9, 20, 18, 27), und so kann ich sie auch nicht als Zellorganellen ansehen, sondern halte sie für zeitweise auftretende Gebilde wie etwa Sekretkörner. Die Elementarleisten sind Platten von überall gleicher Dicke. Da nun die Peripherie der Zelle einen größeren Umfang hat als die innere Grenze der Rinde, so konvergieren sie nach der Mitte zu. Dabei sind peripher noch kürzere Elementarleisten eingeschaltet, die nur einen Teil der Rinde bilden und entweder frei endigen oder sich an eine die ganze Rindenbreite durchsetzende Elementarleiste anlehnen, die sich also dann gabelt. Es kommen so Bilder eines Y zustande, wobei ein zentraler Teil sich peripher in zwei Schenkel spaltet. Sehr oft kann man bei Goldfärbung beobachten, daß diese »Spal-

tung« nur eine Anlehnung einer kürzeren Leiste an eine durchgehende ist (Taf. XXII, Fig. 8). In gewissen Fällen dagegen scheint tatsächlich eine richtige Gabelung der Elementarleisten eingetreten zu sein (Taf. XXII, Fig. 9). Niemals sind dagegen die Verhältnisse so, wie sie Kielich (1918) in seinen Abbildungen 8, 10 und 11 darstellt, wo die Elementarleisten keilförmig sich nach der Mitte zu verjüngen. Ich glaube, daß dieser Irrtum dadurch entstanden ist, daß in gewissen Fällen es sehr schwer ist zu entscheiden, was eine Elementarleiste und was die Zwischensubstanz ist. So sieht man z. B. in Fig. 16 (Taf. XXII) helle Elementarleisten und dunkle keilförmige Zwischenleisten, welch letztere leicht als die »Fibrillen« angenommen werden können. Die Elementarleisten sind wie gesagt, stets zentral von gleicher Dicke wie peripher und diese Dicke beträgt etwa 1—2 μ. In verschiedenen Muskelzellen ist natürlich die Dicke der Elementarleisten eine sehr verschiedene, wie ein Vergleich der Fig. 8 und Fig. 9 (Taf. XXII) ohne weiteres zeigt. Eine einfache Überlegung legt nahe, daß bei Verkürzung der Muskelzelle eine Verbreiterung und Verdickung der Elementarleisten eintreten dürfte. Es ist aber die Frage, ob abgesehen von diesen physiologischen Veränderungen auch größere Variationen in der Dicke der Elementarleisten vorkommen. Dem unbefangenen Beobachter von Fig. 8 und 9 wird sicherlich der Dickenunterschied bei gleichem Sarkoplasma und gleicher Zellgröße auffallen und er wird geneigt sein eine bedeutende Variationsbreite anzunehmen. Es muß aber immer daran gedacht werden, daß eine beginnende Kontraktion z. B. zunächst eine Veränderung der Elementarleisten hervorbringt und erst später die der ganzen Muskelzelle. Und so könnte man annehmen daß in Fig. 9 (Taf. XXII) eben eine beginnende Kontraktion die ursprünglich gleich starken Leisten von Fig. 8 (Taf. XXII) verdickt habe. Weitere Untersuchungen sind darüber anzustellen, zu denen mir augenblicklich das Material fehlt, um diese Frage zu klären.

Was nun die Färbbarkeit der Elementarleisten anbetrifft, so wechselt sie sehr, je nach dem physiologischen Zustand der Muskelzelle. In einigen Fällen nimmt sie intensiv das Eisenhämatoxin auf, in andern Fällen ist sie gewissermaßen nur als negativ zwischen stark dunkel gefärbten Körnern zu erkennen (Taf. XXII, Fig. 6) und nimmt nur Anilinfarbstoffe auf. Nur bei Goldfärbung erhält man eine gewisse Gleichmäßigkeit der Imprägnation und zwar so, daß sie bei Nachvergoldung positiv gefärbt wird. Es liegt nahe, diese Verschiedenheit in der Affinität zu den Farbstoffen in Veränderungen des physiologischen Zustandes zu suchen und wir verdanken Holmgren mehrere Arbeiten, in denen er gerade diesen Vorgängen besondere Aufmerksamkeit schenkt. Er hat nicht nur mit zahl-

reichen prächtigen und hervorragend reproduzierten Mikrophotographien die Wechselbeziehung zwischen Elementarleisten und Sarkoplasmakörnern illustriert, sondern sie außerdem mit den Phasen der Kontraktion in Zusammenhang gebracht, derart, daß ein Hin- und Herfließen färbbarer Substanz von den Elementarleisten zu den Sarkoplasmakörnern und zurück stattfinden sollte. Diese Verquickung von Färbbarkeit und Kontraktion veranlaßte mich, wie gesagt, diese Arbeit aufzunehmen, weil ich in Anlehnung an Holmgren auf Querschnitten die Ruhe- oder Kontraktionsfaser aus der Farbe der Elementarleisten bestimmen wollte, um dann Messungen zu machen, die das Verhältnis von Rinde und Mark, von Elementarleisten und Zwischensubstanz klarlegen sollten. Dieser mein Plan war, wie ich vorwegnehmen will, unausführbar. Zunächst will ich kurz Holmgrens Arbeiten referieren, soweit sie sich auf diesen Zusammenhang beziehen.

Holmgren unterscheidet vier Stadien verschiedenen färberischen Verhaltens, die er bestimmten Phasen der Muskelzuckungskurve gleichsetzt und zwar ein Stadium der

1. Aktivität oder Kontraktion (das meiner Fig. 5, Taf. XXII, entspricht),
2. Regeneration (meine Fig. 6, Taf. XXII),
3. Postregeneration (meine Fig. 4, Taf. XXII),
4. ein fakultatives Stadium (meine Fig. 8, Taf. XXII).

Das Stadium der Regeneration entspricht dem abfallenden Teil der Zuckungskurve, während die Postregeneration die Ruhe und das fakultative Stadium das des latenten Reizes darstellen soll.

Das färberische Verhalten bei Eisenhämatoxylin nach Heidenhain und Thiazinrot erkennt man klar und knapp an der von mir zusammengesetzten in der vorläufigen Mitteilung im Anatomischen Anzeiger publizierten Tabelle, wo ich außerdem noch die Veränderungen in der Größe der Elementarleisten und der zentralen Sarkoplasmasäulen eingetragen habe, alles nach Angaben von Holmgren. Das Kontraktionsstadium (Taf. XXII, Fig. 5) charakterisiert Holmgren am Querschnittsbild folgendermaßen: Die Elementarleisten (von Holmgren Säulchen genannt) »färben sich nach der obengenannten Methode hellrot und machen einen wachsartigen Eindruck. Sie sind wesentlich verbreitert und erstrecken sich sämtlich von der Oberfläche der Fasern teilweise bis in die nächste Nähe der zentralen Kerne«. Außerdem sind sie »wesentlich verdickt und von einem homogenen Aussehen. Sie sehen bei dem Querschnitt wie dicke, solide Stäbchen aus. Es scheint ohne weiteres klar zu sein, daß die ansehnliche Verdrängung des Endoplasma durch den genannten breiten Zuwachs der Säulchen bedingt ist« (Seite 259). Die Sarkoplasma- oder

Q-Körner sind bedeutend verkleinert und färben sich schwach aschgrau oder rötlich, sind von homogenem Aussehen oder vakuolisiert wie im fakultativen Stadium.

Das Stadium der Regeneration zeigt die Elementarleisten breit dick und nicht spezifisch, also hellrot gefärbt, dagegen ist die Zwischensubstanz mit den Sarkoplasmakörnern intensiv blauschwarz gefärbt (Taf. XXII, Fig. 6). Übergangsstadien zur Postregeneration zeigen allmähliche Abnahme der Dicke und Breite der Elementarleisten sowie ungleichmäßige Färbbarkeit der Q-Körner (Taf. XXII, Fig. 7). Im Postregenerationsstadium sind die Elementarleisten blaßrötlich, schmal und sehr dünn, die Sarkoplasmakörner färben sich intensiv blauschwarz, das zentrale Sarkoplasma (Mark) bildet hier eine breite Säule (Taf. XXII, Fig. 4).

Das fakultative Stadium endlich stellt fast ein Negativ des vorigen Querschnittbildes dar. Die Elementarleisten sind stark schwarz gefärbt und gleichzeitig dicker. Mit den blaßrötlichen Q-Körnern ist das Verhalten umgekehrt. Sie haben eine entsprechende spezielle Färbbarkeit verloren und gleichzeitig an Dicke abgenommen. Das zentrale Sarkoplasma ist noch voluminöser geworden.

Auf Grund dieser Querschnittsbilder, wie sie auch in meinen Figuren 4—8 (Taf. XXII) zu sehen sind, und ihrer Deutung, daß sie mit bestimmten Phasen der Verkürzung Hand in Hand laufen, stellte Holmgren die Hypothese auf, daß eine eiweißhaltige Substanz, die eine besondere Affinität zu Heidenhains Hämatoxylin hat, bei der Erschlaffung oder Regeneration in die Sarkoplasmakörner aufgesammelt wird. Im Stadium der Latenz »dem fakultativen« fließt sie in die Elementarleisten über und befähigt somit erst die Muskeln zur Verkürzung. Bei der Kontraktion soll diese leicht färbbare Materie aus den Elementarleisten gelöst werden oder wenigstens einer erheblichen Veränderung unterliegen (Seite 269).

Und zwar soll diese Substanz auf dem Wege der Grundmembran (des Zwischenstreifens) im Kontraktionsstreifen abfließen und in das Endoplasma diffundieren, von wo sie wiederum in den Sarkoplasmakörnern aufgespeichert werden. Soweit die Befunde und ihre Deutung durch Holmgren.

Die histologischen Bilder kann ich, soweit es sich um Färbungen handelt, nur bestätigen und habe daher auch so ausführlich die Angaben Holmgrens referiert, um mir eine eigene Beschreibung zu ersparen. Bei der Kontraktion färben sich die Elementarleisten ganz schwach mit Hämatoxylin von Heidenhain. Fig. 3, 5 und 12 (Taf. XXII) zeigen aber, daß sie weder homogen noch wachsartig sind, sondern beweisen besonders deutlich ihre Zusammensetzung aus Fibrillen und Grenzschichten. Auch

finde ich sie nicht besonders dick, sondern im Gegenteil relativ schmal. Häufig reichen sie freilich bis zum Kern, oft aber ist in diesem Stadium eine breite Sarkoplasmasäule in der Mitte wie z. B. in Fig. 12 (Taf. XXII) rechts. Wie unsicher jedoch die Diagnose der Phase der Muskelkontraktion aus den Angaben Holmgrens ist, geht aus dem Vergleich der Fig. 8 und 9 (Taf. XXII) hervor, die bei gleicher Vergrößerung und Färbbarkeit die große Differenz in der Leistendicke demonstrieren. Da die Sarkoplasmakörner ungefärbt, die Leisten tiefschwarz sind, müßten beide Querschnitte dem fakultativen Stadium zugeteilt werden und eine große Variation in der Breite der Elementarleisten angenommen werden, was nicht gerade wahrscheinlich ist, oder aber, es ist eine verschiedene Phase und dann stimmt die gleiche Farbe nicht mit Holmgrens Hypothese. Doch soll weiter unten bei Besprechung der Kontraktionserscheinungen darauf zurückgekommen werden. Hier sollte nur das färberische Verhalten geschildert und konstatiert werden, daß sich die Elementarleisten wie auch die Sarkoplasmakörner entweder sehr stark oder gar nicht mit Eisenhämatoxylin färben und zwar so, daß eine gewisse Gegensätzlichkeit in diesen beiden Elementen besteht. Hier kann ich Holmgren nur beipflichten. Ob aber dabei ein kausaler Zusammenhang mit den Kontraktionsvorgängen besteht, soll späterhin erörtert werden. Die wechselreichen Bilder, die wir an Hand von Holmgrens Schilderungen kennen gelernt, erschöpfen nun die Mannigfaltigkeit der tatsächlich vorkommenden noch nicht. Außer Übergangsstadien, wie sie Fig. 7 (Taf. XXII) zeigt, kommen ganz absonderliche Querschnittsbilder vor, die ich in Fig. 10 und 11 (Taf. XXII) reproduziere. Kern und äußere Form sind unverändert erhalten und beweisen, daß es tatsächlich Flügelmuskeln sind. Aber das sonst so regelmäßige Bild der positiven oder negativ gefärbten Elementarleisten und Sarkoplasmakörner ist verschwunden. Nur mit Mühe und nach längerem Studium erkennt man die helleren Elementarleisten geknickt und gegeneinandergeworfen, als ob in der Zelle ein Wirbelsturm gewütet hätte. Sarkoplasmakörner sind als solche nicht erkennbar. Die Zwischensubstanz lagert den stark gewundenen Elementarleisten als körnige dunkle Masse an. Eine Deutung dieser merkwürdigen »Wirbelsturmbilder« soll in einem späteren Absatz versucht werden. Nur sei hier gleich vorweggenommen, daß Fixationsveränderungen hier ausgeschlossen werden können, da völlig normale fakultative Stadien daneben vorkommen (Taf. XXII, Fig. 11).

Sehr interessant ist nun der Vergleich der bisher beschriebenen gefärbten Präparate mit den Photographien im ultravioletten Licht, die von ungefärbten Präparaten stammen. Die Holmgrenschen Stadien

sind auch hier ohne weiteres zu erkennen. Fig. 15 und 16 (Taf. XXII) würden der Regeneration entsprechen. Die Elementarleisten erscheinen auch hier hell, das Sarkoplasma dunkel mit noch dunkleren ovalen Körnern. Die chemische Affinität für Eisenhämatoxylin läuft also hier parallel mit dem optischen Verhalten der Substanzen. Ebenso sehen wir in Fig. 16 (Taf. XXII), das ich für ein Kontraktionsstadium anspreche, außerordentlich helle Elementarleisten entsprechend Fig. 4 (Taf. XXII) und den Angaben Holmgrens, daß diese sich schwach rötlich, also nicht mit Hämatoxylin, färben. Eine gewisse Differenz ergibt sich im fakultativen Stadium. Während da die Elementarleisten tief schwarz gefärbt werden, Fig. 8 und 9 (Taf. XXII), löst die stärkere Apertur des ultravioletten Systems diese Leisten auf. Man sieht in Fig. 14 (Taf. XXII) die gleich später zu besprechenden Begrenzungsschichten als dunkle Ränder der Elementarleisten, darinnen die hellen Elementarfibrillen als Punkte, die auch in Fig. 13 (Taf. XXII) erkennbar waren. In diesem Falle also vergröbert die Färbung offenbar die Struktur, indem sie eine hohle Leiste völlig ausfüllt, Taf. XXII, Fig. 9, oder die Begrenzungsschichten (Taf. XXII. Fig. 3) und die Elementarfibrillen sind getrennt darstellbar (Taf. XXII, Fig. 12). Daß alles vereinigt im ultravioletten Photogramm herauskommt, ist ein hervorragender Vorteil dieser Methode.

Doch ehe ich diese eben erwähnten Gebilde beschreibe, muß ich auf die feinere Struktur der Elementarleiste selbst eingehen. Die Elementarleisten sind zuerst von Aubert (53) isoliert und als »platte Muskelprimitivbänder« abgebildet worden (Fig. 7). Er erkannte die Querstreifung und ihre Form durchaus richtig. »Daß dies wirklich Bänder sind, davon überzeugt man sich an Stellen, wo dieselben Winkel bilden oder um ihre Längsachse gedreht sind. Daß diese Bänder nicht aus einzelnen aneinanderliegenden Fibrillen bestehen, beweist zunächst das Fehlen der Fibrillen, dann sieht man auch den Querstreifen gleichmäßig über das ganze Band gehen und an den Rändern stärker hervortreten« (S. 391). Da die Elementarleisten zunächst völlig homogen auf dem Querschnitt erscheinen, wurden sie bis in die jüngste Zeit von den Autoren als »blattartige Fibrillen« beschrieben. Dagegen wandte ich mich 1914 in einer vorläufigen Mitteilung und zeigte, daß sie komplizierte Gebilde seien und unterschied:

1. Elementarfibrillen,
2. Grundsubstanz,
3. äußere Begrenzungsschichten.

Wie ich nachträglich bemerke, sind erstere schon von Ciaccio (82) beschrieben und 87 auch abgebildet worden, eine Tatsache, die offenbar

völlig in Vergessenheit geraten war, da weder Leydig noch Holmgren und Heidenhain sie erwähnen, sondern im Gegenteil die Homogenität der Elementarleiste besonders betonen.

Eine Grundsubstanz habe ich angenommen, weil in den Elementarleisten die Fibrillen als dunklere Punkte hervortreten und der Zwischenraum zwischen ihnen irgendwie ausgefüllt werden muß. Da die Elementarleiste auf dem Querschnitt sich dunkler färbt als das gewöhnliche Sarkoplasma (Taf. XXII, Fig. 12), nahm ich an, daß diese Substanz von letzterem verschieden sein muß. Bei den mir damals vorliegenden Goldpräparaten waren jedoch die Grenzschichten nicht gleichzeitig mit den Fibrillen zu erkennen und jetzt bin ich auf Grund von ultravioletten Mikrophotogrammen im Zweifel, ob eine solche Grundsubstanz überhaupt existiert oder nicht vielmehr die Grenzschichten nicht nur die Elementarleiste als Ganzes, sondern jede einzelne Fibrille noch umgeben, ähnlich wie im Gummiband, jeder einzelne Gummi von Seide umsponnen ist. Man sieht in Fig. 14 (Taf. XXII) die Fibrillen als helle Punkte inmitten der Elementarleiste, deren dunkle Ränder von der dunklen Grundsubstanz nicht unterschieden und abgesetzt sind. Textfigur D würde diese Auffassung verdeutlichen.

Die äußeren Begrenzungsschichten sind nicht an jedem Präparat und in jedem Stadium gleich deutlich erkennbar. Oft sieht man bei jeglicher Färbung, daß die Elementarleisten aus einem hellen mittleren Streifen und seitlichen dunklen Begrenzungslinien bestehen (Taf. XXII, Fig. 3). Besonders deutlich ist dies nach Vergoldung und im ultravioletten Photogramm, aber auch gut nach Heidenhains Hämatoxylin- und Anilinfärbung zu sehen.

Meist haben diese Grenzschichten das Aussehen einer scharf gezogenen glatten Linie, aber manchmal haben sie körnchenartige Verdickungen oder Auflagerungen. Bei den gewöhnlichen Präparaten sind diese dunklen Begrenzungslinien auf Querschnitten nur seitlich zu sehen, so daß zentral eine Begrenzung der Elementarleisten zu fehlen scheint. Das ist jedoch nicht der Fall, denn in Photographien in ultraviolettem Licht sieht man mit aller Deutlichkeit eine schwarze Umrandungslinie auch um die zentrale schmale Kante der Elementarleiste herumlaufen (Taf. XXII, Fig. 14).

An der Peripherie endigt oft die Grenzschicht mit einem stärkeren Korn in der äußeren Membran. Sie bewirkt dadurch die Befestigung der Elementarleiste an das Sarkolemma. Bisweilen ist die Grenzschicht auf der einen Seite der Elementarleiste stärker entwickelt als auf der andern. Diese Tatsache ist es wohl, die Holmgren veranlaßt hat, diese Grenz-

schichten als Artefakte zu bezeichnen, die bei der Fixierung durch Niederschlag feinkörniger Materie entstehen soll. Wenn auch in diesen besonderen Fällen tatsächlich ein Kunstprodukt vorliegt, so beweist gerade der Niederschlag, der gegen die Elementarleisten geschwemmt wird und dort in dickerer Schicht sich anhäuft, daß hier ein Widerstand, eine Grenzschicht, vorhanden ist; denn daß die Elementarleiste kein homogenes Gebilde sei, ist wohl ohne Zweifel und daher muß eben eine solche Begrenzungsschicht gefordert werden. Ich finde nun bei solch zahlreichen Präparaten auf Längs- wie Querschnitten immer wieder diese Begrenzungsschichten so stark und scharf konturiert und gleichmäßig als dunkle Linien, die eine hellere Mitte umschließen (Taf. XXIII, Fig. 28), daß ich überzeugt bin, natürliche Gebilde vor mir zu haben. Selbstverständlich sind die Grenzschichten auch an Photographien in ultraviolettem Licht sehr deutlich (Taf. XXII, Fig. 14), was aber natürlich nicht weiter für ihr natürliches Verhalten beweisend ist, da es von fixiertem Material herrührt und der Einwand bestehen bleibt, daß es nicht am lebenden Objekt beobachtet wird.

Es ist nun die Frage, ob es eine Membran ist oder ein Gitterwerk mit einer trennenden Flüssigkeit. Für letzteres würde man den Umstand anführen können, daß die Grenzschichten manchmal nicht als glatte Linien, sondern wie schon oben erwähnt, als Körnchenreihen beobachtet werden. Meist sind es Verdickungen an der Außenseite der Grenzschichte, während die Innenseite oft glatt und scharf begrenzt bleibt. Häufig kann man nun von diesen körnchenartigen Verdickungen der Grenzschicht einen feinen dunkleren Zug in rechtem Winkel von der Elementarleiste in querer Richtung durch die Zwischensubstanz zur Nachbarleiste verlaufen sehen (Taf. XXII, Fig. 2, 3, 5). Diese Befestigungsfasern sollen später im Zusammenhang bei der Querstreifung behandelt werden und sind nur dieser Körnchen in der Grenzschicht wegen hier erwähnt. Es wurde oben gezeigt, daß wahrscheinlich die deutliche Sichtbarkeit der Grenzschichten zum Teil mit durch Anlagerung von durch Reagenswirkung gefällten feinkörnigen Stoffen entsteht. Und so ist es verständlich, wenn bei einer Anheftestelle oder einem Knotenpunkt eine stärkere Anhäufung des Niederschlages eintritt, die sich eben als stärkere Körner manifestiert. Ich glaube nicht, daß die Grenzschichten ein Gitterwerk sind. Dagegen spricht der Befund auf Längsschnitten, wo die Grenzschichte dunkle kontinuierliche Linien darstellen, während bei einem Netzwerk eben dunklere mit helleren Partien abwechseln müssen. Die körnige Beschaffenheit der Außenfläche ist natürlich ebensogut auch erklärlich durch die Anheftung von Querfaserzügen an Membran- oder filzartige Grenzschichten.

Die Elementarfibrillen habe ich zuerst an vergoldeten Querschnittspräparaten mit aller Deutlichkeit gesehen. Später erkannte ich sie auch bei andrer Färbung und dann wieder besonders deutlich bei Photographien in ultraviolettem Lichte. Bei geglückter Goldimprägnation sind in jeder Muskelzelle ohne Ausnahme die Fibrillen dargestellt (Taf. XXII, Fig. 12). Sie erscheinen als tiefschwarze rundliche Punkte hintereinander aufgereiht in der Elementarleiste. Ihre Zahl schwankt natürlich außerordentlich, je nach der Breite der Elementarleiste. Meist sind es sieben bis vierzehn. Dagegen dürfte der Durchmesser der Fibrille der Dicke der Leiste entsprechen und die Fibrille sich analog der Leiste bei der Verkürzung verdicken. Im Photogramm in ultraviolettem Licht sieht man die Fibrillenquerschnitte als hellere Punkte in der Elementarleiste (Taf. XXII, Fig. 13,15), aber nicht in jedem Stadium mit gleicher Deutlichkeit. Hat man aber die Fibrillen einmal in aller Klarheit gesehen und sich von ihrer Existenz überzeugt, so beobachtet man sie auch nach andern Färbungen und auch im ungefärbten Querschnitt, wenn sie auch nur angedeutet sind (Taf. XXII, Fig. 2, 6, 7). Sehr charakteristisch ist es im Stadium der Verkürzung, daß die Elementarleiste keine plan-parallele seitliche Begrenzung aufweist, sondern ziemlich regelmäßige knotenartige Verdickungen und Verjüngungen (Taf. XXII, Fig. 5). Dies hängt in letzter Linie natürlich auch von der Fibrille ab, die wie wir sehen werden, im Kontraktionsstreifen C bauchig verdickt sein kann. Ist der Querschnitt nun etwas schief angelegt zur Längsachse der Zelle und damit zur Ebene der Kontraktionsstreifen, so wird abwechselnd eine bauchig aufgetriebene Fibrille und weiter zentral eine schmälere Partie der folgenden Fibrille den Querschnitt der Elementarleiste bilden und ihr so das etwas unregelmäßige Aussehen verleihen.

Bei einem Zupfpräparat fand ich eine Elementarleiste, die auf eine größere Strecke isoliert, noch mit der Muskelzelle in Verbindung stand. Sie war mehrfach torquiert und zeigte daher abwechselnd die schmale Kante und die Breitseite. An ersterer war außer einer starken lichtbrechenden Mitte und dunkleren Rändern nichts zu erkennen. Die Breitseite erschien quergestreift und zwar mit ziemlich breiten, dunkleren, schief verlaufenden Bändern. Außerdem lagen vereinzelte Sarkoplasmakörner an oder auf. Ferner sah man hier und da offenbar abgerissene Faserzüge über die Ränder als kurze Stummel herausragen. Es ist klar, daß ich an diesem Objekt das möglich stärkste optische Auflösungsverfahren anwandte. Fig. 27 (Taf. XXIII) zeigt das Bild in ultraviolettem Licht (also bei numerischer Apertur 2,5). Die vorhin so auffallenden schiefen Querstreifen sind nur an den unscharfen Teilen so breit, sonst

bei scharfer Einstellung schmale, an der Außenseite der Elementarleiste verlaufende Faserzüge, die in regelmäßigen Abständen parallel zueinander hinziehen. Dort wo die Elementarleiste eine leichte Krümmung macht und eine tiefere Partie scharf eingestellt ist, erkennt man deutlich eine Längsfibrillierung. Es sind hier acht Elementarfibrillen in regelmäßigen Abständen angeordnet, welche die Elementarleiste durchsetzt. Es ist dies somit die schönste Bestätigung der Querschnittsbilder, wie sie in Fig. 12 (Taf. XXII) wiedergegeben sind. Ich habe dann auch bei gewöhnlicher Immersion Elementarfibrillen gesehen und photographiert (Taf. XXIII, Fig. 27b). Sie erscheinen dann plumper, wie auch ganz besonders der Querstreifen, auch nicht als durchgehende Striche, sondern in Körner aufgelöst, die ich aber nicht für natürliche Gebilde, sondern für Refraktionserscheinungen halte.

Es ist also die Elementarleiste sicherlich nicht homogen: In der Längsrichtung von Elementarfibrillen durchsetzt, seitlich von Grenzschichten begrenzt, ferner von Querzügen in regelmäßigen Abständen geschieden. Diese letzteren sind ohne Zweifel in Verbindung mit dem Z-Streifen der Autoren, welche die ganze Muskelzelle transversal durchschneiden. In Fig. 21 (Taf. XXIII) sieht man sie als dünne schwarze Linien an der Inokommagrenze. Sie überschreiten hier die Zwischenleisten und verbinden die einzelnen Elementarleisten untereinander. Senkrecht dazu verlaufen die Züge, die oben beschrieben, welche die Elementarfibrillen innerhalb jeder einzelnen Leiste verbinden und die auch als Z-Streifen angesprochen werden müssen, da ja der Zwischenstreifen flächenhaft als Grundlamelle gedacht wird. Ob diese Z-Streifen nun die Fibrille selbst durchsetzen und eine Zwischenscheibe bilden, oder sie nur umfassen, ist außerordentlich schwer zu unterscheiden, doch scheint mir das erstere sehr unwahrscheinlich, denn die Fibrille scheint mir in einer andern Ebene als die Z-Streifen zu liegen und an den gewöhnlichen Längsschnitten ist keine Spur von Differenzierung innerhalb der Fibrille in der Querrichtung zu beobachten, als ob eine echte Zwischenscheibe vorhanden sei.

Im polarisierten Licht habe ich meist die ganze Fibrille gleichmäßig doppelbrechend gesehen und zwar nur in der Längsrichtung der Faser, während die Querschnitte sich als nicht doppelbrechend erwiesen, im Gegensatz zu dem Befund bei Hirudineen, wo ich auch die Querschnitte anisotrop fand. Bei einigen älteren Goldpräparaten konnte ebenfalls eine schwache Doppelbrechung beobachtet werden und zwar leuchteten die etwas verdickten Q-Abschnitte auf, die in Fig. 22 (Taf. XXIII) dunkel gefärbt sind, während die verjüngten Teile, die der isotropen Substanz entsprechen und hell auf der Abbildung sind, bei gekreuzten Nicols ver-

löschten. Dementsprechend erschien die Fibrille unterbrochen, aber ich möchte diesem Befunde keine allzugroße Bedeutung zumessen, weil die verschiedene Lichtbrechung auch durch die ungleiche Masse erklärt werden kann. Der Q-Abschnitt ist eben verdickt, so daß der polarisierte Strahl, wenn auch schwach, doch noch wahrgenommen werden kann, was bei noch geringerer Dicke der Fibrille nicht mehr der Fall ist. Auch spielen die Q-Körner bei dieser Erscheinung eine Rolle, auf die v. Ebner hingewiesen hat. In diesem Zusammenhang sei auch die Schwierigkeit erwähnt, gute Querschnittsbilder bei der Photographie mit ultravioletten Strahlen zu erhalten. Im gleichen Schnitt, also bei gleicher Dicke, gab die längsgetroffene Faser ein tadelloses Bild, während der Querschnitt undurchlässig blieb, trotz doppelter und dreifacher Belichtungsdauer.

Die Fibrille erscheint also im allgemeinen als ein drehrunder gleichmäßig dicker Strang, der die Muskelzelle in der Länge durchsetzt. Wie aber schon oben erwähnt, ist für gewöhnlich auf Längsschnitten die Elementarfibrille als solche nicht zu erkennen und es muß daher das Verhältnis zur Elementarleiste besprochen werden.

Auf Längsschnitten der Muskelzelle kann die Elementarleiste in ihrer Dicke quer oder in der Breite, der Fläche nach, getroffen sein. Im letzteren Falle sehen wir eine gleichmäßige dunkle Fläche, an der, wenn der Außenrand getroffen, eine schwache Querstreifung erkennbar ist (Taf. XXIII, Fig. 24). Also entsprechend den Befunden bei der isolierten Elementarleiste ,wie sie oben von der Fläche gesehen und beschrieben wurde. Sind dagegen die Elementarleisten quer getroffen in ihrer Dickendimension, so erhält man das bei anderen Insekten gewohnte Bild eines quergestreiften Muskels und die Elementarleisten, die jeweils durch Zwischensarkoplasma getrennt sind, imponieren als Fibrillen, und ich glaube, man kann sie auch ohne zu große Fehlerquelle als solche ansprechen, denn auf dem Querschnitt machen die Fibrillen die ganze Breite der Elementarleiste aus und die Grenzschicht, falls sie als Membran vorhanden, kann man, wie wir sehen werden, als zur Fibrille selbst gehörig rechnen. Im folgenden soll also bei quergetroffenen Elementarleisten unter obigem Vorbehalt schlechtweg von Fibrillen gesprochen werden. Schon bei Besprechung der Grenzschichten wurde erwähnt, daß die Elementarleiste auf Längsschnitten von dunklen Randlinien begrenzt würde, während die Mitte heller sei. Ich halte dieses also für eine dunkle Hülle, welche die Fibrille umgibt, wie sie schon viele Autoren bei anderen Objekten besprochen haben (Merkel, Holmgren, Meigs, Thulin, Marcus). Ein ganz ähnliches Bild wie die fibrillären Muskeln andrer Insekten, wie z. B. bei Dytiscus, Hummel, sieht man auch bei Libellen sehr deutlich in Fig. 28 (Taf. XXIII),

wo auch die dazwischengelegenen Sarkoplasmakörner schön zu erkennen sind.

Der innere lichte Abschnitt der Fibrille erscheint bisweilen im ultravioletten Licht in Bläschen oder in Tropfen zerfallen zu sein (Taf. XXIII, Fig. 24), was zwar eine postmortale Erscheinung sein dürfte, aber darauf hindeutet, daß ein leicht flüssiges Eiweiß den Inhalt der Fibrille ausmacht.

Nach der obigen Beschreibung fasse ich also die Fibrille als einen Schlauch auf. Nun fragt es sich, ob dieser in der Längsachse weiterhin differenziert ist. Da kommt die Form, eventuelle Querbänder (Zwischenscheibe), sowie die verschiedene Färbbarkeit in Betracht. Die Fibrille bleibt nicht in jeder Phase ein gleichmäßig dicker Strang. Bei Extension sieht man auf Schnitten an der Fibrille Verjüngungen und Verdickungen ganz regelmäßiger Art. Der Q-Abschnitt erscheint etwas verdickt und die Fibrille verjüngt sich nach der Inokommagrenze zu (Taf. XXIII, Fig. 22). In noch viel ausgesprochenerem Maße kommt diese Erscheinung bei der ruhenden Skelettmuskelfaser zur Beobachtung, wo ein breiter Q-Abschnitt mit den schmalen Teilen der Fibrille beim Zwischenstreifen das Bild einer Spindel bildet (Taf. XXIII, Fig. 33). Dieses ist offenbar zum Teil Reagenswirkung (Alkohol), welche eine Wasserentziehung der Fibrille in ungleichmäßiger Weise hervorruft, was wiederum durch verschiedene äußere — und innere Bedingungen der Fibrille bedingt sein muß. Auch bei der Kontraktion sieht man auf Schnitten die Fibrillen nicht als gleichmäßig dicke Röhren oder Stränge verlaufen, sondern sie sind manchmal perlschnurartig verdickt (Taf. XXIII, Fig. 19). Meist aber dürfte der Kontraktionsstreifen C ohne eine äußere Ausbauchung der Fibrille nur durch Verdickung der Fibrillenhülle nach innen zu erfolgen.

Dieser, wie mir scheint, außerordentlich wichtige Befund ist in Fig. 20 (Taf. XXIII) zu erkennen. Die Fibrille erscheint als ein Schlauch mit hellerer zentraler Lichtung, die von dunklen scharfgezogenen Rändern begrenzt ist. In den ganz regelmäßigen Abständen, die dem Kontraktionsstreifen C entsprechen, ist in der Fibrille ein dunkler Abschnitt eingeschaltet, so daß bei flüchtiger Beobachtung die Fibrille abwechselnd aus einem hellen und dunklen Kästchen zu bestehen scheint. Bei genauerem Studium erkennt man aber, daß auch in diesem Teile der Fibrille eine hellere zentrale Partie vorhanden ist, nur viel schmäler als in den darüber und darunter liegenden hellen Abschnitten. Es ist die in das Innere leistenförmig vorspringende äußere Randschicht, welche mit ihrer stärkeren Färbbarkeit das dunkle Segment der Fibrille erzeugt. Besonders in der Mitte der Abbildung, wo im Anschnitt gewissermaßen isolierte Elementarleisten gerade quer getroffen sind, kommt dieses Verhalten deutlich zu Gesicht. Ebenso

eindeutig ist das stärker vergrößerte Bild (Taf. XXIII, Fig. 31), das von einer Agrionlarve stammt. In regelmäßigen, etwa gleichlangen Abschnitten, sind hier die Fibrillen alternierend hell und dunkel. Aber auch hier kann klar erkannt werden, daß der dunklere Teil durch die Verdickung der Wandpartien bedingt ist und daß eine helle zentrale Partie durch die ganze Fibrille kontinuierlich hindurchzieht. Textfigur A möge dieses Verhalten illustrieren. Es ist selbstverständlich, daß ich bestrebt war, einen derartigen Befund auch bei anderen Tierarten wieder zu finden, und es sei hier nur vorweg erwähnt, daß es mir bei der Wasserwanze gelang, ganz entsprechende Bilder zu beobachten (Taf. XXIII, Fig. 34), so daß ich glaube, daß diese Entstehung des Kontraktionsstreifens eine allgemeinere Gültigkeit zu beanspruchen haben wird.

Textfig. A.

Was die verschiedene Färbbarkeit der Fibrille in den verschiedenen Abschnitten anlangt, so ist ja allbekannt, daß nur der Q-Abschnitt in der Ruhe intensiv mit Hämatoxylin sich färbt. Ich erinnere nur an die schönen Abbildungen von Holmgren (12, Taf. I, Fig. 1 u. 2). Auch bei Nachvergoldung färbt sich dieser spindelförmige Q-Abschnitt besonders stark (Taf. XXIII, Fig. 22 und 24). Es wäre also naheliegend, eine besondere Substanz in diesem Abschnitt anzunehmen, die eine besondere Affinität zu den Farbstoffen besitzt. Das wahre Verhalten erkennt man aber in Mikrophotogrammen (Fig. 25) in ultraviolettem Licht. Da sieht man ganz deutlich, daß die Fibrille ganz gleichmäßig gebaut ist, daß ein heller zentraler Strang von dunkleren Rändern auch in diesem Stadium umgeben ist. Diese Ränder sind die der Begrenzungsschichten, die nach innen zu völlig gerade und gleichmäßig verlaufen, während sie in den Q-Abschnitten durch unregelmäßige krümlige Auflagerungen verdickt sind. Dieser Mantel krümliger Substanz ist es, der offenbar die Färbung bewirkt und auch zu der spindelförmigen Auftreibung des Q-Abschnittes beitragen dürfte. Ich kann in diesem Falle somit die außerordentlich wertvollen Befunde von v. Ebner bestätigen, der nicht wie Holmgren, ein Eindringen färbbarer Substanz in die Myofibrillen, sondern nur ein dichtes Sichanlegen feinkörniger Substanz an der Oberfläche der Fibrille in Form eines scheibenförmigen Belages erkannte und als Ursache der Querstreifung dieses Q-Abschnittes deutete. Dagegen kann ich v. Ebner in seiner Auffassung des Kontraktionsstreifens nicht folgen. Während v. Ebner auch hier querverlaufende Auflagerung als Ursache der Querstreifung annimmt, geht aus der vorhin gegebenen Schilderung hervor, daß ich die Verdickung der Hülle, die ich als ein Teil der Fibrille selbst

auffasse, für die Querstreifung verantwortlich mache. Das soll im nächsten Abschnitt bei Besprechung der Querstreifung noch weiter ausgeführt werden.

Versuchen wir die Querstreifung der Flügelmuskel zu analysieren, so muß vorausgeschickt werden, daß sie bei isolierten Fibrillen in gewissen Fällen vollständig fehlt. Ist eine Querstreifung vorhanden, so ist sie durch verschiedene Komponenten bedingt, die zwar in enger Beziehung zueinander stehen aber getrennt besprochen werden sollen und zwar

1. Querfaserzüge (Z, M, QM, QI-Streifen),
2. Sarkoplasmakörner,
3. Differenzierungen in der Längsachse der Fibrillen.

Ein so deutlicher Zwischenstreifen wie bei Skelettmuskulatur, wo dicke Faserzüge vom Z-Streifen eines Muskelbündels zu dem eines benachbarten durch breite Protoplasmabrücken hinziehen, wie es Textfigur B zeigt, gibt es bei den Flügelmuskeln nicht. Im Ruhestadium verdecken glänzende Körner den Zwischenstreifen, so daß er nicht direkt zu beobachten ist und an seiner Stelle ein breiter heller Querstreifen erscheint (Taf. XXIII, Fig. 17, 22), in dessen Mitte er gelagert sein muß. Nur bei ultraviolettem Licht gelingt es ihn direkt als feinen schwarzen Streifen zu Gesicht zu bekommen (Taf. XXIII, Fig. 17 links oben).

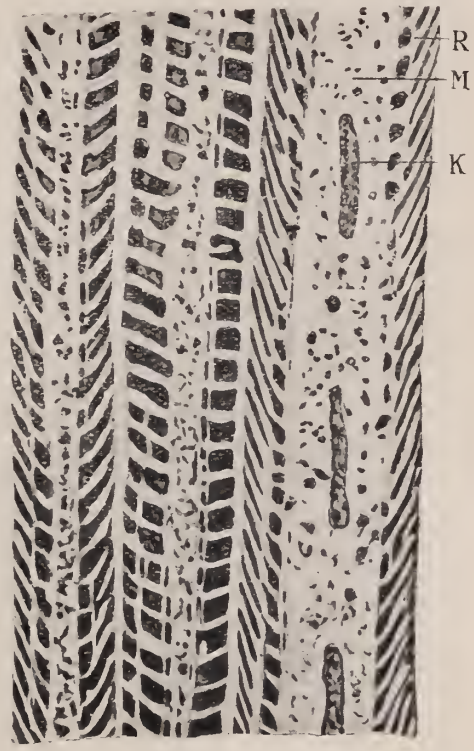
Textfig. B.

Bei der kontrahierten Faser wechseln ungefähr gleichbreite helle und dunkle Streifen miteinander ab (Taf. XXIII, Fig. 18), wobei der dunkel gefärbte als Kontraktionsstreifen C bezeichnet wird. Auch hier ist der Zwischenstreifen als solcher nicht zu erkennen. Nur in einem Zwischenstadium beginnender oder erlahmender Kontraktion kann man den zu einem Strich verdünnten Kontraktionsstreifen C als Zwischenstreifen erkennen. Einmal sah ich eine Kontraktionswelle, die sich nicht auf die ganze Muskelzelle erstreckte, sondern seitlich abflaute. Dort konnte man das Dünnerwerden des Kontraktionsstreifens in eine dünne Linie direkt beobachten, die ich als Z-Streifen anspreche. Gut sieht man den Z-Streifen in Fig. 21 (Taf. XXIII), wo von einem dunkleren Punkt der Fibrille quer durch das Zwischensarkoplasma ein feiner dunkler Zug zu einem entsprechenden dunklen Punkt der Nachbarfibrille hinzieht und so weiter durch die ganze Muskelfaser durch.

In diesem Bilde Fig. 21 (Taf. XXIII) sieht man auch in der Mitte des Inokomma einen, wenn auch undeutlicheren Querstrich, den ich bei Libellen seltener zu beobachten Gelegenheit hatte und den ich als Mittelstreifen ansprechen muß. Außer diesen beiden Querfaserzügen

an Grenze und Mitte des Inokomma sieht man auf Längsschnitten Querverbindung, welche mit den Querbändern der Sarkosomenkörner örtlich in Zusammenhang stehen. So sieht man auf Fig. 22 (Taf. XXIII) auf der Grenze von Q und I zwischen den Fibrillen dunklere Querfasern verlaufen und die ich QI bezeichnen will. Sie haben, wie ich mit Heidenhain annehme, die mechanische Bedeutung, die Sarkoplasmakörner in ihrer Lage zu erhalten und somit wesentlich zur Bildung der Querstreifen beizutragen. Alle diese Querverbindungen sind für gewöhnlich nur vereinzelt zu erkennen. Dagegen sieht man in ultraviolettem Licht ein Gewirr von Faserzügen. Dort erkennt man, daß in den dunklen Querbändern außer an ihrem Rande und in der Mitte (Mittelstreifen) noch weitere Züge vorhanden sein können. Meist zählt man dann fünf. Es sieht wie ein enges Gitter aus, auf dem die Struktur aufgebaut ist, ähnlich wie eine Stickerei auf dem Stramin. Wir zählen somit in jedem Inokomma zwischen dem Z-Streifen noch fünf Querzüge, welche je zwei Elementarleisten verbinden. Da sie auf dem Längsschnitt gleichmäßig stets sichtbar sind, muß man sie sich flächenhaft als Inophragmen vorstellen. Wie verhalten sie sich nun zur Elementarleiste. Meist sieht man diese Züge in der Grenzschicht derselben endigen. Oft mit einer knötchenartigen Verdickung. Manchmal sieht man aber mit aller Sicherheit wie solch ein Querzug die Elementarleiste als dunkler Strich durchsetzt (Taf. XXII, Fig. 1 und 2). Das ist kein Widerspruch zu der obigen Behauptung, denn die Querzüge durchsetzen nicht die Fibrille, die sie umfassen, wohl aber die Elementarleiste (Textfigur D). Innerhalb der Muskelzelle erblickt man öfters auf dem Längsschnitt eine schiefverlaufende Querstreifung (Textfigur C). Offenbar haben sich hier die peripheren Abschnitte der Muskelzelle gegen die zentralen verschoben, wobei die Z-Faserringe nun nicht horizontal, sondern in gegen die Mitte konvergierenden Ebenen verlaufen. Eine derartige Querstreifung, wie es auch Fig. 27 (Taf. XXIII) zeigt, kommt nicht allzuselten vor. Betrachten wir nun diese Querzüge auf den Querschnitten, so treffen wir ein ebenso dichtes Netz wie bei den Längsschnitten. Da nun der Zellquerschnitt mehr oder weniger rund ist und diese Züge immer parallel zur Oberfläche in regelmäßigen Abständen verlaufen, verleihen sie dem Querschnitt ein konzentrisch geschichtetes Aussehen (Taf. XXII, Fig. 1 und 2). Auch hier zeigt das ultraviolette Licht am ungefärbten Präparat diese Verhältnisse sehr klar und deutlich. Im übrigen sind diese Fasern häufig durch Sarkoplasmakörner verdeckt und nur aus der Anordnung dieser zu erschließen (Taf. XXII, Fig. 4). Besonders schön sieht man diese konzentrischen Züge nach schlechter Fixation. Wenn bei einseitigem Eindringen des Alkohols

z. B. die Sarkoplasmakörner alle auf die entgegengesetzte Seite der Zelle angehäuft sind, dann ist auf dem von Sarkoplasmakörnern freien Abschnitt dieses Stützfasergerüst in mehreren Reihen sichtbar. (Taf. XXII, Fig. 2). Diese Fasern setzen an die Fibrille an. Sie sind nicht in jeder Zelle und nicht auf dem ganzen Querschnitt zu verfolgen, so daß die Frage aufgeworfen werden muß, ob es Lamellen oder Züge sind. Es wäre denkbar, daß diese Züge, die man in Fig. 2 (Taf. XXII) so gut sieht, nichts anderes als die Querschnitte von Inophragmen sind, die schief verlaufen (Textfigur C) und nun auf einem Transversalschnitt nebeneinander als konzentrische Ringe imponieren müssen. Damit wäre auch das nur gelegentliche Beobachten dieser Bildung erklärlich. Trotzdem neige ich doch mehr der Ansicht zu, daß es sich auch hier um flächenhafte Gebilde handelt: um die zur Zelllängsachse parallel verlaufenden Wabenwände, die irgendwie, sei es durch Konsistenz oder feinste Faserzüge, zur Befestigung der Elementarleisten dienen (Textfigur G).



Textfig. C.

Längsschnitt durch 3 Libellenflügelmuskelzellen mit schiefer Querstreifung Regenerationsstadium. *R* = Rinde. *M* = Mark-Endoplasma. *K* = Kern.

Die am meisten in die Augen springende Querstreifung bedingen die Sarkoplasmakörner, welche in gewissen Stadien dunkle breite Querbänder hervorrufen (Taf. XXIII, Fig. 23 *R* und Textfigur C), wie sie in der Regeneration und Postregenerationsperiode von Holmgren beschrieben wurden. Die Fibrillen erscheinen dann bei Heidenhains Eisenhämatoxylinfärbung als helle Linien, die diese dunklen Bänder durchsetzen (Taf. XXIII, Fig. 23), oder sie sind gar nicht von den Körnern zu unterscheiden, weil der Q-Abschnitt der Fibrille die gleiche Färbung wie die anliegenden Körner besitzt. Die Regelmäßigkeit der Bänder ist, wie ich mit Heidenhain

annehme, durch die vorhin beschriebenen Querfaserzüge mechanisch bedingt, von denen auf den Q-Abschnitt drei bis fünf gezählt werden (Taf. XXIII, Fig. 22 und 26). Diese bilden das Gitter, in dem ich mir die mehr flüssigen Sarkoplasmakörner eingespannt vorstelle. Damit stimmt auch überein, daß diese großen ovalen Sarkoplasmakörner in anderen Stadien vakuolisieren, ihre Färbbarkeit verlieren, in kleinere Tropfen und Blasen zu zerfallen scheinen, so daß man schließlich im Sarkoplasma nur kleine Vakuolen und krümlige Massen beobachtet. Ein Vergleich von Fig. 5 und 6 (Taf. XXII) zeigt ohne weiteres, daß man die Sarkoplasmakörner nicht als Organellen ansprechen darf, die als solche dauernd in der Zelle existieren.

Am schwierigsten ist die Frage zu beantworten, wie sich die Fibrille selbst an dem Bild der Querstreifung beteiligt. Es sind im folgenden einige Wiederholungen von der Schilderung der Fibrille unvermeidlich. Im allgemeinen sieht man die Fibrille im Längsschnitt als gerade helle oder dunkle Linie, eventuell als Röhre mit zwei dunklen Linien am Rande und eine hellere Mitte, entsprechend den Grenzschichten und der Grundsubstanz der Elementarleisten. Also überhaupt keine Differenzierung ist das übliche Beobachtungsresultat. Nur selten ist es möglich, im Schnitt eine einzelne Fibrille zu beobachten wie in Fig. 22 (Taf. XXIII), wo am Rande einer Muskelzelle im Anschnitt eine solche isolierte Fibrille dargestellt ist. Dann sieht man freilich mit aller wünschenswerten Deutlichkeit, daß die Fibrille in diesem Stadium der Ruhe oder Extension in den Abschnitten, wo die Sarkoplasmakörner anliegen und den Q-Streifen bilden, sich intensiver auch mit Gold imprägniert und dunkler gefärbt und außerdem spindelförmig verdickt ist. Diese stärkere Färbbarkeit beruht ,wie ich schon ausführte, auf einer Schicht krümliger Substanz, die im Bereich des Q-Abschnittes die Fibrille umscheidet. Auch die Auftreibung kann zum Teil dadurch bedingt sein, zum Teil kann auch die Wasserentziehung die Folge sein, da der wasserreichere isotrope Abschnitt leichter und ausgiebiger in Alkohol schrumpfen soll als der dickere Q-Abschnitt. Q ist im polarisierten Licht auch bei alten Goldpräparaten doppelt lichtbrechend, im Gegensatz zu den dazwischenliegenden Abschnitten I der Fibrillen, welche bei gekreuzten Nicols verlöschen.

Bei gewöhnlicher Beobachtung sind diese isotropen Abschnitte schwächer gefärbt und erscheinen in der Gegend des Zwischenstreifens verjüngt oder eingeschnürt. Diese Erscheinung habe ich aber nicht an der frischen Muskelfaser beobachten können und schließe mich daher der Reihe von Autoren an, welche darin nur eine Reagenswirkung sehen. Es beweist aber die verschiedene Imprägnation mit Gold und die regelmäßige Auf-

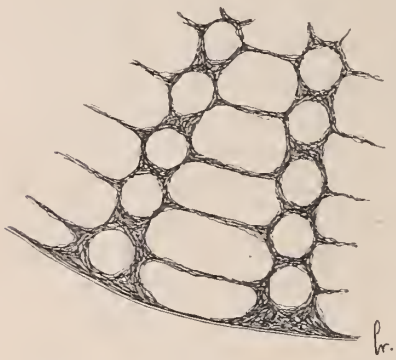
treibung und Verjüngung auf jeden Fall, daß die Fibrille entweder nicht selbst homogen sondern differenziert in der Längsachse gebaut sein muß. oder daß ihre Umgebung eine verschiedenartige sein muß in den verschiedenen Abschnitten.

Diese Tatsache kommt noch viel deutlicher in der Phase der Kontraktion zum Ausdruck. In Fig. 18 (Taf. XXIII) sieht man die dunklen Kontraktionsstreifen mit fast ebenso breiten Querbändern alternieren. Während aber bei der ruhenden Faser die dunkleren Querbänder im wesentlichen von den tiefgefärbten Sarkoplasmakörnern herrührten, scheint mir hier das Protoplasma bei der Querstreifung völlig unbeteiligt. Es ist die Fibrille selbst, die in regelmäßigen Abständen dunklere Stellen aufweist, die an allen Fibrillen der Muskelzelle auf gleicher Höhe sich einfinden und dadurch ein dunkles Querband bilden. Verdickt ist die Fibrille an dieser dunklen Partie manchmal (Taf. XXIII, Fig. 19), oft aber nicht, sondern an günstigen Schnitten erkennt man, daß es eine Verdickung der seitlichen Grenzschichten ist, welche stärker gefärbt als die zentrale Partie, so das dunkle Korn verursachen (Taf. XXIII, Fig. 20 und Textfig. A). Daß diese dunklen Linien nicht zwei nebeneinanderliegende Fibrillen sind (Taf. XXIII, Fig. 20), sondern eine Elementarleiste, geht schon aus der Größendimension und einem Vergleich mit den Querschnitten hervor, wo man entsprechend zwischen den dunklen Grenzschichten die helle Grundsubstanz erblickt. Übertragen wir diese Querschnittsbilder auf den Längsschnitt Fig. 20 (Taf. XXIII), so folgt daraus, daß offenbar auch die Fibrille (denn wie wir sahen, bestand die Elementarleiste aus hintereinandergereihten Fibrillen) nicht ein homogenes Gebilde ist, sondern aus einer Hülle, die sich dunkler färbt, und einer helleren Mitte besteht. Und diese Hülle ist nun wiederum nicht auf ihrer ganzen Länge gleichmäßig, sondern zeigt wenigstens im Kontraktionsstadium nach innen zu vorspringende Leisten, die nach Größe und Anordnung so gruppiert sind, daß sie die dunklen Kontraktionsbänder hervorbringen, wie es Textfig. A an einer durchgepausten Fibrille zeigt.

Statik.

Es ist selbstverständlich, daß ein so kompliziert gebautes Gebilde wie die Muskelzelle der Libellen ein eigenes Stütz- und Gerüstwerk besitzen muß, um ihre Gestalt zu bewahren und ihre Funktion ausüben zu können. Das Sarkoplasma selbst ist dünnflüssiger Natur, wie man sich leicht an Zupfpräparaten überzeugen kann. Wird eine Muskelzelle mit der Nadel angestochen, so fließt der Zellinhalt, das Sarkoplasma, aus dem Sarkolemma heraus und ballt sich vor der Wunde zur Kugel. Diese Form

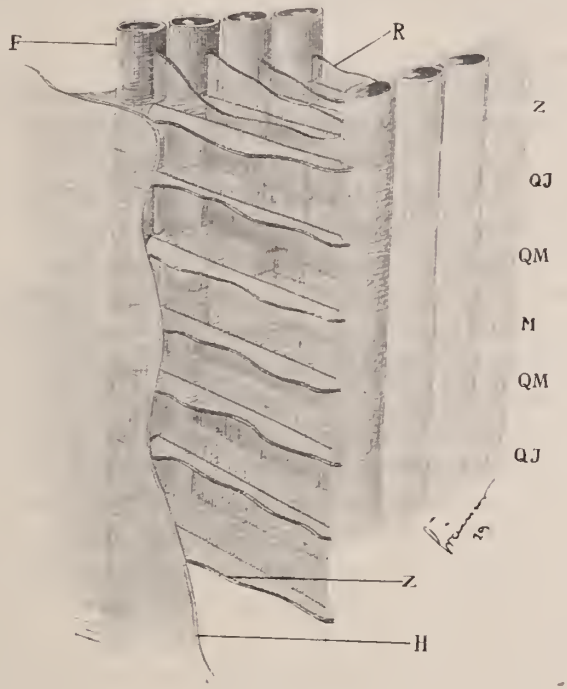
würde also die Muskelzelle infolge ihres flüssigen Sarkoplasmas annehmen, wenn nicht andre Faktoren hier die Gestalt eines langgestreckten Zylinders vom Durchmesser einiger weniger Hundertstel und der Länge von mehreren Millimetern aufzwingen würden. Welches sind nun diese Faktoren, welche die Statik der Muskelzelle bewirken? In erster Linie dürfen die Elementarleisten ein formgebendes Element (Koltzoff) in der Längsachse der Muskelzelle darstellen. Wie oben geschildert, sind Elementarleisten isolierbar, haben durch die Fibrillen und die Grenzschichten ein festes Gefüge, das durch die schiefen Querzüge (Taf. XXIII, Fig. 27) nur verstärkt wird. Einer Drehwirkung leisten aber die Elementarleisten keinerlei Widerstand, wie auch die isolierte Leiste mehrfach torquiert war, doch ist dies im Leben unmöglich, weil die Elementarleisten untereinander durch Querzüge verbunden und befestigt sind. In Fig. 5 (Taf. XXII) sieht man auf dem Querschnitt zwischen den Elementarleisten in einigermaßen regelmäßigen Abständen dunklere schwächere Verbindungszüge zwischen helleren rundlichen Massen. In ihrer Gesamtheit bilden diese Querzüge konzentrische Ringe, welche oft vor Sarkoplasmakörnern unsichtbar sind (Taf. XXIII, Fig. 6 u. 7), aus deren Anordnung sie aber bisweilen erschlossen werden können (Taf. XXII, Fig. 4), wenn diese ebenfalls um das Zentrum in Ringen gelagert sind. Meist sieht man, wie gesagt, nur an einzelnen Stellen diese Querzüge. Auf den Längsschnitten sieht man entsprechende Bilder; auch hier eine Reihe von dunklen verhältnismäßig breiten Querzügen, welche die Fibrillen verdicken. Besonders an ultravioletten Photogrammen sieht man diese Querzüge in ebenso dichter Anordnung wie in den Querschnittsbildern (Taf. XXIII, Fig. 26). Besonders an den mit Sternen bezeichneten Stellen kann man in den dunkleren Querbändern der Erschlaffungsperiode allein (also nur dem Q-Abschnitte entsprechend) vier bis fünf solcher Querzüge zählen, aber auch bei gewöhnlicher Beobachtung findet man stellenweise drei Querverbindungszüge in diesem Q-Abschnitt (Taf. XXIII, Fig. 22). Im Stadium der Verkürzung habe ich diese Querzüge nur mittels ultraviolettem Photogramm zu Gesicht be-



Textfig. D.

Schematische Darstellung von 2 quergetroffenen Elementarleisten, deren helle Fibrillen von einer Hülle umgeben und durch konzentrische Querzüge befestigt werden.

kommen (Taf. XXIII, Fig. 30). Ihre Zahl und ihr Aussehen ist dasselbe wie bei der Ruhe. Überall treffen wir demnach dunklere Züge, die parallel angeordnet sind, zwischen den Elementarleisten. Sie umgeben hellere Kreise, sowohl auf Quer- wie auf Längsschnitten der Muskelzellen. Diese Bilder müssen wohl so gedeutet werden, daß die Zwischensubstanz in ihrem feinsten Aufbau außer ihren Einlagerungen an Körner usw. aus zwei optisch differenten Substanzen besteht, die offenbar in einem Wabenwerk angeordnet sind, wie es Bütschli ja allgemein für das Protoplasma



Textfig. G.

annimmt. Der Wabeninhalt ist die hellere tropfenartige Vakuole, die Wabenwand diese eben beschriebenen dunkleren Züge, die wir in den konzentrischen Ringen der Querschnittsbilder und in den Querzügen der Längsschnitte in den zwei Ebenen der Muskelzelle kennen gelernt haben. In der schematischen Zeichnung G ist versucht worden, diese Verhältnisse plastisch darzustellen. Die Wabenwände sind flächenhaft als durchsichtige Lamellen gedacht, die senkrecht zueinander verlaufen und die Elementarleisten doppelt miteinander verbinden. Die Elementarleisten selbst bestehen aus den röhrenförmigen Fibrillen F, die untereinander

wiederum durch Ausläufer der Grundlamelle Z verbunden sind, wie es von der Fläche gesehen in Textfigur D dargestellt wurde. Zwischen den beiden Telophragmen z sind als weitere Querlamellen eingezeichnet das Mesophragma M und die Querlamellen QM und QJ, letztere an der Grenze der anisotropen und isotropen Substanz, erstere zwischen diesen und dem Mesophragma. Die senkrecht dazu verlaufenden Wände, die oben abgeschnitten, mit R bezeichnet sind, bilden mit den horizontalen Inophragmen an den Kanten die dunklen konzentrischen Ringe. Innerhalb dieser Kammern sind die Sarkoplasmakörner gelagert, die aber nicht auf ein Fach beschränkt sein brauchen, sondern unbeschadet der Wabenwände mehrere Kammern einnehmen können.

Die Verbindung zweier übereinanderliegender Lamellen durch Längsfasern, die keine Myofibrillen sind, aber parallel mit ihnen ziehen, ist außerordentlich schwer zu demonstrieren, weil der Zwischenraum zwischen zwei Elementarleisten meist nur von einer einzigen Wabenreihe ausgefüllt wird. Daß jedoch solche Längszüge existieren, wenigstens an der Oberfläche der Muskelzelle davon habe ich mich wiederum an Photographien in ultraviolettem Licht überzeugt. Ob sie in der Tiefe auch vorkommen, kann ich bei Libellen nicht bestimmt aussagen, aber ich vermute es. Holmgren beschreibt einen Verbindungsstrich zwischen den Sarkoplasmakörnern, ich vermute, daß es sich hier um eine durchgehende Längsfaser handelt, die nur in dem Abschnitt dunkel gefärbt ist, wo sie nicht von dem Sarkoplasmakorn umgeben wird. Jedenfalls habe ich bei anderen Insekten dem entsprechende Längsfasern gesehen. An der Oberfläche sind sicherlich Längszüge vorhanden, welche keine Myofibrillen sind. Meine Beobachtung stammt von einem Zupfpräparat, bei dem an einer isolierten Muskelzelle ein oberflächlicher Abschnitt abgesprengt war. Es handelte sich nicht um eine isolierte Elementarleiste wie in Fig. 27 (Taf. XXIII), sondern um ein Segment eines Kreises, wenn ich es auf einen Querschnitt des Körpers übertrage. Man sieht dort Fig. 29 in der Mitte zwei Fibrillen der Länge nach mit zentraler Lichtung und dunklen Rändern, also wiederum eine Bestätigung, daß die Fibrille als Schlauch aufzufassen sei. Ferner sieht man eine durch helle Zwischenstreifen bedingte Querstreifung. An einigen Stellen scheint nun hier ein heller Strich die Fibrille zu durchsetzen, daß man bei oberflächlicher Betrachtung glauben könnte, daß eine richtige Zwischenscheibe vorhanden sei. An anderen Stellen läuft die Fibrille auf größere Strecken unverändert hindurch, hat aber angelagerte helle Knötchen, die einerseits sich in den Zwischenstreifen, anderseits sich in einem neben der Fibrille und parallel mit ihr verlaufenden Strang fortsetzen. Hier existiert also ein Längszug, welcher keine Myofibrille ist, welcher ein

Netz- oder Wabenwerk bildet, mit den weiter oben beschriebenen Zügen, vor allem aber wohl mit den Telophragmen von Heidenhain. Das eben beschriebene wechselvolle Bild deute ich mir so, daß die einzelne Fibrille umfaßt wird. Ist der Umfassungsring eingestellt, so erscheint die »Zwischenscheibe«. Ist dagegen die Fibrille selbst im Brennpunkt, so erscheint sie ganz gleichmäßig, höchstens etwas verengt und der Umfassungsring wird als jederseits anliegendes Knötchen erblickt.

Nachträglich fand ich, daß Retzius (90) diese Möglichkeit erwogen und diese Frage, wenn auch tastend, richtig gelöst hat. Bei isolierten Fibrillen von *Oryctes* fand er, daß »jeder Fibrille ein Körnchen der Zwischenscheibe zukommt, welches, soweit sich mit dem besten Linsensystem wahrnehmen läßt, in den Fibrillen liegt, obwohl dies wegen der Feinheit des Gegenstandes außerordentlich schwer ist, mit voller Sicherheit zu entscheiden.

Das sich färbende Körnchen der Zwischenscheibe kann nämlich auch wo eine Zwischenscheibe sich befindet, um die Fibrille einen Ring überall bilden, ohne die Substanz derselben zu durchsetzen, für welche Auffassung die Tatsache aufgeführt werden kann, daß das Körnchen etwas dicker ist als die Fibrille und deshalb rings um sie ein wenig hervorragt« (S. 72). Ich halte die zweite, von Retzius erwogene Möglichkeit für die den Tatsachen entsprechende und glaube also, daß die Fibrillen von den Z-Streifen gewissermaßen angeschirrt werden, und daß keine Zwischenscheibe existiert.

Die von mir beschriebenen, in den drei Dimensionen des Raumes verlaufenden Züge, die wohl auch als Kanten der Wabenwände aufgefaßt werden können, bilden unzweifelhaft die Grundlage für die so oft beschriebenen Netze, wie sie bei Vergoldungen erzielt werden. Diese Netze wurden eine Zeitlang als kontraktile Substanz aufgefaßt, wogegen sich mit Recht Kölliker und vor allem Rollett wandte. Er zeigte das Artifizielle des Gitterwerkes und erkannte klar das Problem, das erst bewiesen werden müßte, daß das »Sarkoplasma als solches noch eine feinere Struktur besitzt, die etwa mit der feinen netzartigen oder schwammigen Struktur zu vergleichen wäre, welche man als Zellstruktur am Protoplasma nachzuweisen versuchte«. Das Problem ist also anders ausgedrückt: sind es die Wabenwände selbst, die bei der Vergoldung als schwarze Linien erscheinen, oder sind es feinere Fasern innerhalb dieser Wabenwände. Ich halte ersteres bei dem gequollenen Material für wahrscheinlicher, pflichte also Rollett u. a. bei. Aber auch ohne eigentlich Fibrillen zu sein, können diese aus dichterem Plasma bestehenden dunkleren Züge zur Befestigung beitragen und jedenfalls als Halt für die Q-Körner dienen. Denn das örtliche Zusammenfallen der Grenze der dunklen

Querbänder der Regeneration mit solchen Querzügen läßt auf ursächliche Beziehungen schließen. Ich stimme hierin mit Heidenhain überein und kann Holmgren nicht folgen, dessen Ansicht aus folgendem Satze erkannt werden kann: »Was die Q-Körner bei der so lockeren Zusammensetzung der Muskelfasern in der Postregeneration an der Oberfläche der Querscheiben so regelmäßig fesselt, kann also unter keinen mechanischen Faktoren gesucht werden, sondern man muß an solche chemotaktischer Natur denken« (1912, S. 19). Freilich ist »diese Orientierung der Q-Körner in wundervoll regelmäßiger Anordnung und zwar im Horizont der Querscheiben absolut sicher durch keine etwaige mechanische Wirkung von Seite der Grundmembran bedingt«, aber dafür von den von mir obenbeschriebenen Querzügen an der Q-J-Grenze. An dem mit R bezeichneten Riß sieht man in Fig. 26 (Taf. XXIII) deutlich eine dunkle scharfe Linie, welche das Querband begrenzt. Wie verhält es sich nun mit dem Zwischen- und Mittelstreifen zu diesen Querzügen? Im allgemeinen sind diese beiden nicht von den andern Querverbindungen zu unterscheiden; sowohl in der Erschlaffung wie bei der Verkürzung sind bei den Flügelmuskeln meist keine Zwischenstreifen als solche zu erkennen (Taf. XXIII, Fig. 20, 22, 19, 25). Trotzdem ist er besonders differenziert vorhanden, wie Fig. 17, 21 und 27 (Taf. XXIII) beweist. Auf Fig. 24 (Taf. XXIII) sieht man das Telophragma in schiefen Zügen (ähnlich wie in Fig. 27 (Taf. XXIII) und der Textfigur C) die Seitenflächen der Elementarleisten versteifen. In Fig. 21 (Taf. XXIII) dagegen, wie es von einer »Zwischenscheibe« zur andern überspringt, also die Elementarleisten untereinander verbindet. Hier in Fig. 21 (Taf. XXIII) sieht man auch den Mittelstreifen, das Mesophragma von Heidenhain, welches noch schwächer entwickelt ist. Da sie beide auf jedem Schnitt stets sichtbar, müssen sie flächenhaft sein und also als Membranellen angesprochen werden. Daraus ergibt sich, daß es mehr als Wabenwände, daß es Differenzierungen innerhalb der Protoplasmastruktur sind. Ich habe den Eindruck gewonnen, daß es nur quantitative Unterschiede in den zahlreichen Querzügen gibt, welche die Wabenwände des Sarkoplasma bilden, so daß gewissermaßen der Mittelstreifen den Übergang bildet von den QM- und QI-Querzügen zum Z-Streifen. Auf jedes Inokomma treffen somit fünf bis sieben solcher Querzüge. Als stärkstes kommt das Telophragma vor, das bei den Beinmuskeln sogar das Sarkoplasma als derber Strang durchsetzt, Textfig. B, während er bei den Flügelmuskeln viel zarter, oft nicht nachweisbar ist. Schwächer ist das Mesophragma und am schwächsten die übrigen Querzüge. Eine weitere Frage ist, ob die Inophragmen dauernd vorhandene Gebilde sind. Sicherlich sind die Querzüge, wie sie Fig. 26 (Taf. XXIII) zeigt, stets vorhanden, sind

sie doch die feinere Zellstruktur, nichts weiteres als Wabenwände des Sarkoplasma. Ob aber ein davon differenziertes richtiges Mesophragma dauernd existiert, möchte ich fast bezweifeln, denn ich kann meist keinerlei Unterschied mit den benachbarten Querzügen erkennen. Nur in ganz bestimmten Phasen, wenn die Mittelscheibe auftritt, kann man es deutlich ersehen, aber vielleicht eben nur deshalb, weil es durch das dunkle Korn der Fibrille mehr hervorgehoben wird. Da also in vielen Fällen keinerlei besonders strukturiertes Mesophragma vorhanden ist, möchte man annehmen, daß es im Bedarfsfalle als Verstärkung der Wabenwand entsteht und wieder verschwindet. Es wurden also drei senkrecht zueinander verlaufende Systeme von Zügen, oder wohl besser von Lamellen, unterschieden.

1. Die parallel den Elementarleisten verlaufenden Züge, die vielleicht nur an der Oberfläche oder bei größerem Abstand der Elementarleisten untereinander vorhanden sind.

2. Die Inophragmen, deren bis sieben vorhanden, und von denen wohl nur die Grundlamellen Z die Elementarleisten durchsetzen, indem sie die Fibrillen umfassen und einschirren, während die übrigen in den Grenzschichten endigen.

3. Die konzentrischen Ringe, dazu senkrechte Lamellen und ebenfalls Verbindungszüge zwischen den Elementarleisten.

Ein wichtiger Zellbestandteil ist das Sarkolemma, das als formgebendes Element erwähnt werden muß. In Fig. 15 (Taf. XXII) sieht man eine doppelt konturierte Linie die Muskelzelle umhüllen. Eine Struktur konnte ich bei ausgewachsenen Tieren nicht beobachten, nur bei Larven sah ich auf der Oberfläche ein Gitterwerk. Jedenfalls ist es eine semipermeable Membran, die den Austritt des flüssigen Sarkoplasma verhindert (Anstichversuch). Auf Querschnitten beobachtet man öfters, daß die Randfibrillen stärker gefärbt sind. Das ist offenbar die schon oben geschilderte und in Textfig. D und G schematisch geschilderte Befestigung der Elementarleisten an die äußere Hülle H, wobei im wesentlichen die Grenzschichten der Elementarleisten beteiligt sind (Taf. XXII, Fig. 3). Das Sarkolemma einer Muskelzelle ist natürlich mit dem der Nachbarzellen verbunden und so kommt eine einheitliche Funktion des Muskelbündels zustande.

Fasse ich meine Ergebnisse über die Statik zusammen, so spreche ich die Muskelzelle als einen langen Schlauch an, dessen flüssiger Inhalt von einer nach außen hin dichten Hülle zurückgehalten wird. Die Zylinderform wird durch die Elementarleisten bedingt, welche eine gewisse Druckfestigkeit besitzen. Dies geht außer durch direkte Beobachtung bei iso-

lierten Elementarleisten auch daraus hervor, daß, wenn ein Muskelbündel schrumpft, dann die Fibrillen wellenartig gefaltet sind, also ein Bild auf dem Längsschnitt darbieten, wie man es bei Nerven zu sehen gewohnt ist, die nicht ausgespannt fixiert wurden. Diese nun, wie oben geschildert, in sich selbst gefestigten Elementarleisten die nur leicht seitlich gebogen oder torquiert werden konnten, sind durch die Grundlamellen und die konzentrischen Ringfaserzüge gegeneinander versteift und bilden nun mit dem Sarkolemma das formgebende Gerüst der Muskelzelle.

Beobachtungen bei andern Tieren.

Es war mir natürlich von Wichtigkeit, mich zu überzeugen, ob die Befunde bei Libellen allgemeinere Gültigkeit beanspruchen und daher habe ich eine Reihe andrer Objekte untersucht. Zwei Fragen waren es, die mir besonders wichtig erschienen.

1. Ist die Myofibrille von einer Hülle umgeben?

2. Wird der Kontraktionsstreifen durch Verdickungen in dieser Hülle gebildet?

Die Verhältnisse, die am ähnlichsten mit denen der Libellen sind, fand ich bei Appendicularien, bei *Oikopleura longicauda*. Die Muskulatur ist im Schwanzteil um die Chorda in Lamellen angeordnet, die in der Mitte höher, nach den Kanten zu schmäler werden. Jede dieser Leisten zeigt wie bei Libellen ausgesprochene Grenzschichten, wie sie in Fig. 39 (Taf. XXIV) zu sehen sind. An andern Stellen und bei andrer Färbung sieht man dann wiederum, daß diese ganze Reihe aus einer Anzahl hintereinander aufgereihter dunkler Knötchen besteht, die ich als Fibrillenquerschnitte anspreche (Taf. XXIV, Fig. 38). Also genau dasselbe Bild wie ich es bei der Elementarleiste bei Libellen kennen gelernt habe. Auch die Querzüge sind in dieser Fig. 38 (Taf. XXIV) deutlich vorhanden. Auf Längsschnitten, die im ultravioletten Licht photographiert wurden, kann man sehen, daß wieder jede Fibrille von einem dunklen Rande eingefaßt ist, also ist auch hier offenbar dasselbe Verhältnis wie bei den Libellen vorhanden (Taf. XXIV, Fig. 40).

Besonders schön und deutlich ist die Hülle bei *Dytiscus* auf dem Querschnitt zu erkennen (Taf. XXIV, Fig. 37). Um jede einzelne Fibrille ist ein scharf begrenzter dicker Kreis gezogen, auf diese tief dunkle Umrandung folgt eine helle Zwischenzone und dann wieder eine dunklere zentrale Scheibe. Also ein dunkler Ring umgibt ein helleres Zentrum und ist von diesem durch eine lichte spaltartige Zone geschieden. Ich deute das Bild so, daß die Fibrille von einer derben Hülle umgeben, durch

die Fixierung etwas geschrumpft ist und so ein heller Zwischenraum innerhalb der Fibrille entstanden ist (Taf. XXIV, Fig. 37).

Ebenso eindeutig erscheint mir das Verhalten bei der Hummel zu sein. Schon bei schwächerer Vergrößerung und offener Blende sieht man den Rand dunkler als die Mitte gefärbt (Taf. XXIV, Fig. 41). Der Fibrillenquerschnitt macht zunächst einen eckigen Eindruck, der aber offenbar nur durch die Verbindungsfaser bedingt ist, mit dem die einzelnen Fibrillen verbunden und verspannt sind. Die Fibrille selbst scheint mir rund zu sein, in der Mitte hell von einem dunklen Ring eingefaßt, an dem vier bis sechs Faserzüge ansetzen, die zu den Nachbarfibrillen radiär hinziehen. Also kommt das sternartige Bild des Fibrillenquerschnittes dadurch zustande, daß mit der Fibrillenhülle quere Stützfasern verschmelzen. Nach innen zu zeigt die Fibrillenhülle keine zackigen Vorsprünge, sondern ist wie der Fibrilleninhalt mit rundlichen Konturen ausgezeichnet. Hier bei der Hummel sind die Zwischenstreifen vielleicht keine membranartigen Lamellen, sondern eine Summe von Faserzügen, die vom Umfassungsring der Fibrille zu dem nachbarlichen Umfassungsring irradiieren und wiederum an deren Umfassungsring ansetzen. Entsprechend den Bildern der Querschnitte (Taf. XXIV, Fig. 41 und 42) erscheint auf dem Längsschnitt jede Fibrille von zwei dunklen Randlinien eingefaßt (Taf. XXIV, Fig. 43 und 44). Ferner sieht man hier in Fig. 43 (Taf. XXIV) in regelmäßigen Abständen jederseits an der Außenseite pünktchenartige Auflagerungen auf dieser Hülle, die ich als Querschnitt des Umfassungsringes auffassen muß. Hier setzt offenbar die vorhin auf dem Querschnitt Fig. 41 (Taf. XXIV) beschriebene Querfaser an. Auf dem Längsschnitt sieht man nun, daß diese Anheftungsstelle dem Z-Streifen entspricht und daher nahm ich an, daß in diesem Falle das Telophragma keine Lamelle, sondern ein Faserwerk darstellt, das man bei Goldpräparaten oft sehr schön zu sehen bekommt (Taf. XXIV, Fig. 42). Bei der Kontraktion springt die »Zwischenscheibe« über die Fibrille wulstig hervor. Bei genauerer Beobachtung erkennt man aber, daß es keine Scheibe, sondern ein Ring ist, der in der Fibrille gelegen, nach innen und außen sich vorwölbt (Taf. XXIII, Fig. 35). Bei oberflächlicher Einstellung vereinigen sich also die beiden seitlichen Knötchen zu einem Querstrich zur »Krauseschen Zwischenscheibe«, bei tieferer Einstellung sieht man eine zentrale Lichtung in der Fibrille und seitlich je ein dunkles Korn. Die Querstreifung, die man gewöhnlich bei der Hummel findet, ist also von einem dunklen Ring gebildet, eine Verdickung der Hülle, an die sich die Zwischenstreifen ansetzen. Außerdem kommen bisweilen geringere Verdickungen in der Mitte zwischen den Z-Streifen vor (Taf. XXIII, Fig. 35),

die dem Mittelstreifen entsprechen dürfen. Da es sich auch hier um Knoten in der Hülle handelt, muß es sich um ein ringartiges Gebilde handeln, genau so, wie wir es bei der Zwischenscheibe kennen gelernt haben. In der Tat ist häufig der Z- und M-Streifen schwer voneinander zu unterscheiden, oft nur durch die Intensität des Querstreifens (Taf. XXIV, Fig. 48). Bei Photogrammen im ultravioletten Licht erhält man die Bestätigung der bisher geschilderten Struktur. In Fig. 48 (Taf. XXIV) erscheint die Zwischenscheibe nicht gleichmäßig dunkel, sondern zeigt eine etwas hellere Mitte und dunkle Umrandung, springt außerdem leicht über den Fibrillenrand heraus, also genau ein Verhalten wie ein Reifen um ein Faß, wobei einmal die obere dunklere Begrenzung dem vorderen, die untere dem hinteren Abschnitt des Reifens entspricht, sowie die hellere Mitte der zentralen Lichtung. Der Vergleich ist nur insofern unrichtig, als der Ring nicht um die Fibrille gelegt ist, sondern ein Bestandteil selbst ihrer Hülle ist. Ähnliches, wenn auch nicht ganz so deutlich, sieht man in Fig. 47 (Taf. XXIV), wo die Zwischen- und Mittelscheiben Hantelform aufweisen, an einzelnen Stellen aus seitlichen dunklen Kreisen, die kaum durch hellere Streifen verbunden zu sein scheinen. Also auch hier das optische Verhalten eines Ringes, der ungleichmäßig scharf im Brennpunkt eingestellt ist. Viel mehr Schwierigkeit machte mir die Analyse des Bildes Fig. 46 (Taf. XXIV), das ein Stadium der Ruhe darstellt, wie aus dem Vergleich der Inokommahöhe mit Fig. 48 (Taf. XXIV) hervorgeht. Die isolierte ungefärbte Fibrille ist seitlich von einem dunklen Rand umgeben, der nicht gleichmäßig ist, da er einmal etwas nach außen ausladet, im Bereich des Q-Abschnittes und an dieser Stelle leicht spindelförmig verdickt erscheint. Ein Z-Streifen ist nicht zu erkennen, an der Inokommagrenze sind zwei helle Kugeln, oben wie unten von dunklen Querstreifen begrenzt. Im Q-Abschnitt zwei ebenfalls helle, offenbar stark lichtbrechende Sförmige Gebilde, die manchmal auch auf der Querebene durch einen feinen Strich getrennt erscheinen, also eine Figur bilden, wie sie Retzius bei Appendicularienmuskeln beschrieben hat, als helles Kreuz auf dem dunklen gefärbten Q-Abschnitt, während hier in der ungefärbten Fibrille inverse Verhältnisse vorliegen. Durch die Mitte der Fibrille zieht ein schmaler Strich, der die Fibrille der Länge nach in zwei gleiche Abschnitte teilt und so die Tatsache vortäuschen könnte, daß es sich um zwei dicht aneinandergelagerte Fibrillen handeln könnte. Ich glaube dies aber schon aus den Größenverhältnissen ausschließen zu können, denn dann müßten die Fibrillen von Fig. 41, 42, 47 48 (Taf. XXIV) auch aus mehreren Fibrillen zusammengesetzt sein. Zu dieser Auffassung ist ja auch tatsächlich Retzius gekommen, indem er von diesen Isolations-

produkten bei andern Objekten, z. B. *Dytiscus*, *Myxine*, noch feinere Fibrillen absprengen konnte und er bezeichnet daher diese Gebilde als Muskelsäulchen und nicht wie ich bisher, als Fibrille. Ich glaube nun, daß man trotzdem diese Fasern mit Recht als Fibrille bezeichnet, weil sie auf dem Querschnitt durch die Hülle ein einheitliches Individuum zu sein scheint. Das was Retzius als abgesprengte feinste Fibrille beschreibt und abbildet, kann ja auch ein Teil der Hülle sein oder auch die parallel den Elementarleisten und Fibrillen verlaufenden Längszüge, die nur Stützsubstanz darstellen. Ich bleibe daher bei meiner Bezeichnung Fibrille und glaube, daß es Fibrillen von sehr verschiedenen Durchmessern bei den verschiedenen Tierarten gibt. Wie die Struktur nun dieser ruhenden Hummelfaser (Taf. XXIV, Fig. 47) ist, möchte ich nicht mit Bestimmtheit aussagen, ebensowenig bin ich mir über die breiten dunklen Querbänder ins Klare gekommen, die man in Fig. 45 (Taf. XXIV) sieht. Ich vermute, daß es sich wie bei den Libellen um Auflagerungen handelt.

Beim Herzmuskel des Menschen sieht man ebenfalls auf Längsschnitten einzelne Fasern von dunklen Rändern umgeben (Taf. XXIII, Fig. 36). Auch im Querschnitt (Taf. XXIV, Fig. 49, 50) erhält man im ultravioletten Photogramme ganz andre Bilder als bei gewöhnlichen Aufnahmen. Dunkle Umrandungen um eine hellere Mitte, sowie manchmal umgekehrt, dunkle Mitte mit hellem Rand lassen die Annahme berechtigt erscheinen, daß auch hier eine Fibrillenhülle besteht. Freilich sind die Verhältnisse ungleich schwieriger und unklarer als bei Insekten.

Auch sah ich in der ruhenden Faser ähnliche Bilder wie eben bei der Hummel beschriebene. An einem in Flemming fixierten menschlichen Papillarmuskel mit fettiger Degeneration fand ich sehr zahlreiche Kontraktionswellen, bei denen die Inokommahöhe im kontrahierten Zustand 1,3 μ, im erschlafften 2,2 μ betrug. Während im ersteren Zustand gleichmäßig breite, helle und dunkle Streifen abwechselten, ist in der extendierten Phase eine komplizierte Querstreifung vorhanden. Q (0,9 μ) ist mitteldunkel von dunkleren Querzügen durchsetzt (ungefärbtes Präparat in ultraviolettem Licht). J 0,3μ ganz hell, offenbar aus stark lichtbrechenden Kugeln oder Tröpfchen bestehend. Das auffallendste ist aber der tiefschwarze Z-streifen, der fast ebenso breit wie der J-streifen ist und in der Mitte einen hellen Spalt aufweist, der so deutlich ist, daß man ihn nach Analogie von Fig. 17 als eigentliches Telophragma bezeichnen möchte und dann die dunklen anlagernden Schichten als Nebenscheiben N nach Rolletts Nomenklatur. Diese inverse Färbung kann natürlich an der Einstellung liegen genau wie bei der Hummelfibrille in Fig. 46. Die Analogie ist jedenfalls sehr weitgehend.

Mechanik der Zelle. Die Kontraktionserscheinung.

Zunächst muß zu den Ergebnissen der Holmgrenschen Arbeiten Stellung genommen werden. Wie schon oben erwähnt und früher in der Tabelle zusammengestellt wurde, bringt Holmgren das färberische Verhalten von Elementarleiste und Sarkoplasmakörnern in ursächlichen Zusammenhang mit den Kontraktionserscheinungen. Es soll nämlich die während der Regenerationsphase in den Körnern aufgespeicherte färbbare Substanz auf die Elementarleisten übergehen (fakultatives Stadium) und dadurch zur Kontraktion erst befähigen, bei welcher diese Substanz wiederum in die Sarkoplasmakörner zurückfließen soll. Daß starke Wechselbeziehungen zwischen Elementarleisten und Körnern bestehen, ist ja ohne weiteres klar, nur ist es eben fraglich, ob es reversible Prozesse sind, die hier vor sich gehen und ob sie mit der Kontraktion in kausalem Zusammenhang stehen und nicht einfach Aufspeicherung und Ernährungsvorgänge sind, die natürlich auch bei ruhenden Muskeln stattfinden. Der beste Prüfstein sind die übrigen Kontraktionserscheinungen, die mit den oben geschilderten färberischen Veränderungen stets Hand in Hand gehen müssen. Als Probe kommt da zunächst die Verkürzung der Muskelfaser und der Inokommahöhe, dann die Verbreiterung des Querschnittes und schließlich eine eventuelle Verschiebung im Verhältnis von Rinde und Mark in Betracht. Der zweite Punkt ist wegen der großen Variationsbreite im Breitendurchmesser der Muskelzelle zunächst auszuscheiden. Bei der Inokommahöhe scheint mir die Variation beim selben Individuum keine Rolle zu spielen, dafür sind aber nur Längsschnitte verwendbar, wo aus der Färbung der Körner die Stadien nicht so klar zu erkennen sind. Ich beginne daher mit der Besprechung der Veränderungen, die das Endoplasma bei der Kontraktion durch die Elementarleisten erleidet. Nach Holmgren ist bei der Kontraktion »die endoplasmatische Zone fast bis zu dem Umfange der Körner reduziert worden. Die blattförmigen Säulchen (die ich als Elementarleisten bezeichne), erstrecken sich nämlich von der Oberfläche der Faser teilweise bis an die nächste Nähe der zentralen Körner. Sie sind also wesentlich verbreitert, daneben sind die Säulchenblätter wesentlich verdickt und von einem homogenen Aussehen. Es scheint ohne weiteres klar zu sein, daß die ansehnliche Verdrängung des Endoplasma durch den genannten Breitezuwachs der Säulchen bedingt wird.« Untersuchen wir zunächst, ob diese eben zitierten Erscheinungen mit der färberischen Veränderung korrespondieren, wie sie oben erwähnt wurden. Nun habe ich aber bei Eisenhämatoxylin und Thiazinrot oder Safraninfärbung häufig Querschnittsbilder gesehen, bei

denen die Elementarleisten rot, die Kerne tief schwarz waren und die ein ausgedehntes zentrales Plasma aufwiesen. Es hätten also entweder die Elementarleisten schwarz oder das Endoplasma reduziert sein sollen. Umgekehrt fand ich oft bei dem färberischen Verhalten der Regeneration und Postregeneration ein äußerst reduziertes Mark, wie auch aus der Fig. 5 (Taf. XXII) zu ersehen ist. Das sind Tatsachen, die auch aus Holmgrens (10) eigenen prächtigen Photographien gesehen werden können, so z. B. aus seiner Fig. 12 und 13 (Taf. IX), wo bei Regeneration und Postregeneration ein minimales zentrales Plasma vorhanden ist. Ein weiteres Beispiel entnehme ich Holmgrens zweiter Arbeit von 1912, wo in Fig. 9 (Taf. I) seitlich der »Übergang in Regeneration« zu sehen ist. Die Inokommahöhe entspricht aber völlig der einer Kontraktion. Auf dem Querschnitt müßte man die Diagnose Regeneration stellen, während aus der Inokommahöhe, wie gesagt, hervorgeht, daß es eine kontrahierte Faser ist. Es ist also das Verhältnis von Mark und Rinde nicht stets dem von Holmgren geschilderten färberischen Verhalten entsprechend, was niemand mehr bedauert als ich, weil ich meine Arbeit darauf aufbauen wollte. Betrachtet man ganz unbeeinflußt das Tatsachenmaterial, so ergibt sich, daß bei jeder Inokommahöhe die dunkel gefärbten Regenerationsbänder vorkommen. Man vergleiche nur die Fig. 9—11 (Taf. I u. II) von Holmgren 12. Zugegeben, daß die Regenerationsvorgänge während der ganzen langsam abfallenden Muskelkurven stattfinden soll, so ergibt sich doch die Notwendigkeit eines strengeren Beweises, daß ein ursächlicher Zusammenhang zwischen dem färberischen Verhalten der Körner und den Kontraktionsvorgängen vorhanden ist und dieser Beweis konnte meiner Ansicht nach nur geführt werden durch den Nachweis, daß parallel zu den obenerwähnten Veränderungen der Körner die der Elementarleisten und der ganzen Muskelzelle einhergehen. Nun finden sich aber Bilder einer verkürzten Phase mit großem Querschnitt und breiter Elementarleiste mit und ohne gefärbte Körner: Regeneration und Aktivität. Solche mit schmalen Elementarleisten bei geringem Querschnitt der Muskelzelle, die alle Variationen färberischen Verhaltens darbieten und als Regeneration Postregeneration und fakultativ gedeutet werden. Das spricht doch eigentlich im Gegenteil dafür, daß der eigentliche Vorgang der Verkürzung unabhängig von der Färbung der Sarkoplasmakörner sei.

Aber ganz abgesehen von dem färberischem Verhalten, das ja auch etwas individuell gehandhabt werden könnte, je nachdem einer das Eisenhämotoxylin mehr oder weniger stark auszieht, kann ich Holmgren nicht beistimmen, daß bei der Kontraktion das zentrale Endoplasma verdrängt

werde. So halte ich den Quersehnitt Fig. 12 (Taf. XXII) für einen Kontraktionszustand und ich glaube, eine ganze Reihe unzweifelhafter Kontraktionsbilder mit ausgedehntem zentralem Mark beobachtet zu haben (z. B. den im Anat. Anz. 14 publizierten). Daß oft die Elementarleisten fast bis zum Kern reichen, ist richtig und beweist nichts dagegen, denn auch die Kerne verändern sehr bedeutend bei der Verkürzung der Muskelzelle ihre Gestalt. Während sie im Extensionsstadium lang oval sind, oft mehrfach so lang als breit (Taf. XXIII, Fig. 17, 24), werden sie bei der Verkürzung der Muskelzelle rund bis quer oval (Taf. XXIII, Fig. 18). In dem Abschnitt also, wo kein Kern vorhanden ist, wird eine breite Endoplasmasäule vorhanden sein, während im Kernabschnitt die Elementarleisten bis zu dem Kerne heranreichen. Ein Blick auf die Fig. 32 (Taf. XXIII) wird das ohne weiteres verständlich machen. Es ist ein Längsschnitt einer freilich larvalen Muskelzelle, deren oberer Teil gegen den unteren etwa um die Hälfte sich verkürzt hat, wie man ohne weiteres aus der Höhe der Inokommate abmessen kann. Im kontrahierten Teil sind die fast viereckigen Kerne dicht aneinander gepreßt und das zwischen ihnen befindliche Endoplasma dicht und opak ohne nachweisbare Struktur, während weiter unten die Kerne mehr längs oval und das Plasma hell und mit weiten Maschen. Hier will ich nur hervorheben, daß die Plasmasäule in der Mitte bei der Kontraktion wesentlich sich verbreitert, ebenso wie natürlich auch die Rinde. Ich habe nun an einer Reihe von ähnlichen Photographien durch solche Kontraktionswellen Mark und Rinde, sowie die Inokommahöhe gemessen, um beurteilen zu können, ob wirklich das Plasma zentral von den Leisten verdrängt wird und ich bin zu dem Resultat gekommen, daß es nicht der Fall ist. Im Gegenteil in einem Falle erschien das Plasma relativ stärker verbreitet als die Rinde, ein Umstand, der mich nicht weiter verwundert, weil die Elementarleisten peripher an der Hülle befestigt sind und bei der Verbreiterung der Muskelzelle nach außen gezogen werden. Das zentrale Mark wird also vergrößert, wenn dies nicht durch Verbreiterung der Leiste wieder ausgeglichen wird. Das gewöhnliche Verhalten ist aber, daß Mark und Rinde sich gleichmäßig verbreitern und ich gebe hier die Maße eines typischen Falles. Selbstverständlich wurden nur Photographien gewählt, bei denen die Zelle genau im optischen Längsschnitt aufgenommen worden war.

	Extension	Kontraktion
10 Inotagmenhöhen	25,4 mm	12,6 mm
Mark	7 »	10 »
Rinde	5,— »	7,— »

Angenommen, daß das Volumen der Muskelzelle bei der Kontraktion gleich bleibt und die Zylinderform hat, errechnet man das Volumen der Endoplasmasäule nach der Formel $r^2\pi h$ für den Extensionszustand 31,1 cmm, für den Kontraktionszustand 31,5 cmm. Diese geringe Differenz liegt natürlich innerhalb der Fehlerquelle der Methode und kann ruhig vernachlässigt werden. Es ergibt sich also, daß Rinde wie Mark sich bei der Verkürzung gleichmäßig verbreitern. Daraus ergibt sich, daß die vorhin zitierte Angabe von Holmgren, daß bei der Kontraktion die Elementarleisten das zentrale Plasma verdrängen, nicht richtig sein kann. Der Unterschied in der Größe des zentralen Markes bei den verschiedenen Querschnitten, muß, glaube ich, so erklärt werden, daß auch bei den Libellen der Unterschied zwischen sarkoplasmaarmen und sarkoplasmareichen Muskeln gemacht werden muß, und daß daher die Größe der zentralen Sarkoplasmasäule keinen Anhaltspunkt für Ruhe oder Kontraktionsphase abgibt.

Ebenso ist die Dicke der Elementarleiste kein diagnostisches Mittel für den Kontraktionszustand, obwohl bei der Kontraktion jede Faser sich verdickt. Aber der Vergleich von den beiden Fig. 8 und 9 (Taf. XXII) einer gleichgroßen Muskelzelle, wo auch das zentrale Sarkoplasma gleichen Umfang besitzt, wo aber die Elementarleisten bei gleicher Färbbarkeit eine so ungleichmäßige Dicke aufweisen, zeigt wie vorsichtig man sein muß. Denn der Nachweis, daß keine Variationsbreite in der Dicke der Elementarleisten vorhanden sei, ist kaum zu führen und die Behauptung, daß Fig. 8 (Taf. XXII) im Vergleich zu Fig. 9 (Taf. XXII) eine beginnende Kontraktion sei, ist nur eine gefühlsmäßige, aber nicht exakt zu beweisen.

Überblicken wir also die Nachprüfung der oben angegebenen Befunde Holmgrens, so ergibt sich:

1. bei der Kontraktion verbreitert sich das Endoplasma genau so wie die ganze Muskelzelle, es ist somit unabhängig von der Kontraktion,

2. bei gleicher Färbung kommen verschieden dicke Elementarleisten vor, was auch auf Variation beruhen kann,

3. stark gefärbte Sarkoplasmakörner kommen bei jeder Inokommahöhe vor.

Damit fehlt jeder morphologische Beweis, glaube ich, daß wie Holmgren will, ein ursächlicher Zusammenhang zwischen der Kontraktion und der Färbbarkeit von Elementarleisten und Sarkoplasmakörnern besteht. Holmgren hat aber nun zur Stütze seiner Auffassung einige physiologische Experimente gemacht. Ich muß gestehen, daß ich diesen Versuchen keine allzugroße Beweiskraft zusprechen kann. Denn mag der Muskel noch so ausgeruht sein, so wird er sich bei Berührung von

Fixierungsflüssigkeiten doch kontrahieren. Weiß ich doch wie schwer es ist, z. B. einen sogar mit Atropin vorbehandelten glatten Muskel in Extension zu fixieren. Und ebenso dürften bei Libellen die Muskeln sich zusammenziehen, auch wenn die Tiere im Dunkeln gehalten und völlige Ruhe hatten, so daß man nicht die Gewißheit hat, daß es sich nicht um verkürzte Muskeln handelt. Bei Erschöpfungszuständen können natürlich Veränderungen erzielt werden, aber das bedingt doch wieder eine Komplikation, die man in strittigen Fragen lieber vermeiden sollte. Holmgren beschreibt z. B. Muskelfasern mit doppelter Kernreihe und hält dies für eine unvollkommene Teilung der Muskelzelle infolge von Erschöpfungszuständen, wobei die Muskelzelle gewissermaßen die vermehrte Arbeitsleistung durch Zellvermehrung beantworten soll. Ich habe nun auch bei frisch gefangenen und sofort abgetöteten Tieren diese gleichen Muskelzellen, wie sie Holmgren in seiner Fig. 22 (Taf. IV) abbildet, gesehen, habe aber gar keinen Grund, bei diesen Individuen nun einen Erschöpfungszustand anzunehmen. Sondern ich halte es für eine Zwillingsbildung, für die ich leider eine Ursache nicht angeben kann, die aber ebensogut wie durch unvollkommene Trennung auch durch Verschmelzung zweier benachbarter Zellen entstanden sein kann. Ich komme daher zum Schluß daß so wertvoll die Angaben Holmgrens für die Erkenntnis der stofflichen Wechselbeziehungen zwischen Fibrillen und Sarkoplasmakörnern sind, sie doch ungeeignet sind, das Wesen der Kontraktion selbst zu beleuchten.

Fasse ich die morphologischen Erscheinungen der Kontraktion, ganz abgesehen von der Färbbarkeit, zusammen, so ist außer der Verkürzung und Verbreiterung der Muskelzelle und der Kerne eine Veränderung im Sarkoplasma eingetreten, das in der Kontraktion opak erscheint und sich stärker färbt. Bei Zupfpräparaten könnte man in der größeren Dicke die Erklärung für diese Tatsache suchen, bei Schnitten jedoch, wo kontrahierte und unkontrahierte die gleiche Dicke aufweisen, fällt diese Deutungsmöglichkeit fort. Man kann annehmen, daß dieses opake Protoplasma auf Flüssigkeitswanderungen beruht. In Analogie der Beobachtung von Overton und Ebner, daß bei Zusatz von 0,6% Zuckerlösung die Muskelfaser opak wurde. Daß Flüssigkeitswanderungen bei der Muskelverkürzung angenommen werden, ist ja bekannt. Eine Reihe von Physiologen, z. B. Overton, nimmt bei der Kontraktion eine Wanderung von Natrium-Ionen aus dem Zwischenwasser in die Fibrille an, also in das gebundene Faserwasser. Es ist nur unklar, wie diese bei der Verkürzung in die Faser eingedrungenen Ionen nun wiederum aus der Faser herausgeschafft werden könnten. Jedenfalls sind wir aber berechtigt, starke Diffussionsströme in der Zelle anzunehmen. Ich erinnere

jetzt an die oben beschriebenen merkwürdigen »Wirbelsturmstadien«, die ich in diesem Zusammenhange deuten möchte. Die Muskelzelle erschien zunächst, was Größe und Kerne anbelangt, unverändert. Aber statt der so schön angeordneten Elementarleisten konnte man zum Teil ein wirres Durcheinander erblicken, so daß der Zweifel aufkam, ob es sich hier überhaupt um Flügelmuskeln oder Skelettmuskeln handelte. Freilich erkennt man bei näherem Studium, daß es Thoraxmuskeln sind, daß die Elementarleisten meist als helle Bänder in unregelmäßiger Lage und Krümmung in dem körnig dunklen Protoplasma liegen. Man hat das Gefühl, hier haben starke Diffusionsstürme gewütet, die sogar die innere Struktur teilweise gestört haben, so daß die konzentrischen Ringfasern zerrissen oder gedehnt sind und die des seitlichen Haltes nunmehr entbehrenden Elementarleisten gegeneinander geworfen sind. Es fragt sich nun, sind das normale Vorgänge oder nicht. Der erste Gedanke ist natürlich, daß es sich um ein Kunstprodukt bei der Fixierung handeln könnte. Ich glaube aber mit Bestimmtheit diesen Einwand zurückweisen zu können, denn ein ganzes Muskelbündel zeigt die eben geschilderten Erscheinungen und das Nachbarbündel ist von völlig normaler Struktur vom Typus des fakultativen Stadium nach Holmgren mit dunklen Elementarleisten und hellem Sarkoplasma. Das sieht man auch in Fig. 11 (Taf. XXII), wo Muskelzellen beider Arten gleichzeitig aufgenommen worden sind. Ich glaube daraufhin berechtigt zu sein, die Fixation als Ursache dieser Bilder ausschließen zu können, wenn auch zugegeben sein mag, daß sie eventuell steigernd gewirkt hat, ähnlich wie wir es bei der Verklumpung im Synapsisstadium der Geschlechtszellen kennen. Es wäre ferner an die Möglichkeit degenerativer Prozesse zu denken, die im Leben eingesetzt haben, aber die Lokalisation auf einzelne Bündel, in denen gleichmäßig sämtliche Zellen davon betroffen sind, macht dies unwahrscheinlich. Ferner spricht dagegen die normale Beschaffenheit der Zellkerne, der Sarkoplasmahülle, wie überhaupt der ganzen Muskelzelle sonst. Ich konnte mehrfach pathologische Veränderungen an Muskelzellen, feststellen; es handelte sich aber dort stets um einzelne Muskelzellen, die von verwaschener Färbung der Sarkoplasmakörner bis zur tröpfchenartigen Entartung einherging. Eine solche Zelle sieht man auch in Fig. 2 (Taf. XXII). Dies alles scheint mir also gegen die Annahme zu sprechen, daß es sich um pathologisch veränderte Muskelzellen handelt. Ich glaube die dritte Deutungsmöglichkeit annehmen zu müssen, daß nämlich die Zellen momentan gerade dann abgetötet und fixiert wurden, als eine plötzliche Flüssigkeitswanderung stattfand. Besonders stürmisch werden diese Strömungserscheinungen bei wechselnder Phase, also bei Erschlaffung und bei einsetzender Kon-

traktion der Muskelzelle auftreten. Solch ein Vorgang glaube ich, würde die morphologischen Tatsachen der Fig. 10 und 11 (Taf. XXII) restlos erklären. Und aus dem Vergleich der Größendimensionen des Querschnittes möchte ich annehmen, daß die Muskelzellen auf dem Gipfel der Zuckungskurve bei der Fixation erstarrt sind; daß solche Bilder äußerst selten angetroffen werden, ist nicht weiter verwunderlich, wenn man bedenkt, daß die ganze Zuckungsdauer so außerordentlich kurz ist, 0.003 Sekunden.

Ich deute also Fig. 10 (Taf. XXII) als Übergang der Kontraktion zur Ruhe und glaube, daß dabei starke Flüssigkeitsströmungen auftreten, wobei vielleicht die früher mit Hämatoxylin tief schwarz gefärbten Leisten ganz hell und farblos werden, während das Sarkoplasma sich nunmehr dunkel färbt und ganz besonders sich an den Grenzschichten dunkle Ränder zeigen, als ob diese dunkel sich färbenden Stoffe eben aus der Elementarleiste eliminiert seien, wobei ich freilich in modifizierter Form in Holmgrens Gedankengängen wandle.

Betrachten wir die Veränderung der Fibrille selbst, so kommen wir zu dem Grundproblem der morphologischen Muskelforschung, nämlich zu der Frage, ob das Volumen der Fibrille sich bei der Kontraktion verändert oder nicht. Eine Frage, die, wie ich vorweg betonen möchte, auf rein morphologischem Wege kaum einwandfrei zu lösen sein wird. Daß bei der Verkürzung der Faser eine Verdickung der Fibrillen Hand in Hand einhergeht, ist wohl selbstverständlich, strittig ist nur, ob diese Verdickung ihres Querschnitts im gleichen Verhältnis wie beim Muskelzellquerschnitt erfolgt, woraus zu schließen wäre, daß das Fibrillenvolumen das gleiche bleibt, trotz der Verkürzung.

Auf den ersten Blick erscheint nichts einfacher, als die Lösung dieses Problems. Man macht einen Querschnitt durch eine extendierte und eine kontrahierte Faser, mißt die beiden Querschnitte und Elementarleisten und hat das gewünschte Resultat. Nun aber die Schwierigkeiten. Erstens muß man auf dem Querschnitt die Phase sicher bestimmen können, zweitens ist die Variation in der Größe der Zelle bedeutend, drittens weiß man auf dem Querschnitt nicht, um wieviel die Kontraktion erfolgte, viertens ist die Dicke der Elementarleisten bei anscheinend gleichen Stadien außerordentlich wechselnd (Taf. XXII, Fig. 8 und 9). Auf dem Längsschnitt könnte man bei einer Kontraktionswelle diese Fehlerquellen vermeiden, dafür sind aber andre vorhanden. Auf dem Schnitt ist die ruhende Fibrille in dem Q-Abschnitt spindelförmig verdickt und in der Mitte vom isotropen Abschnitt verjüngt. Bei der Kontraktion ist die Fibrille häufig in dem Abschnitt des Kontraktionsstreifens C bauchig aufgetrieben

(Taf. XXIII, Fig. 19). Ferner wird eine schiefangeschnittene Elementarleiste eine größere Dicke aufweisen, als eine quergetroffene und dadurch sind Täuschungen schwer zu vermeiden und keine exakten Messungen vorzunehmen. Trotzdem versuchte ich auf verschiedenem Wege zur Lösung dieses Problems beizutragen.

Ich habe Aufnahmen mit Kompensationsocular 12 und langem Balgauszug gemacht, von kontrahierten und ruhenden Elementarleisten einer und derselben Muskelfaser, die mir gerade quer getroffen zu sein schien. Auf der Photographie maß ich die Höhe des Inokomma im ersten Fall 20 mm, im zweiten 12 mm. Die Fibrillendicke 1,4 mm und 1,1 mm Die Faser hatte sich also nicht ganz auf die Hälfte verkürzt. Rechnet man das Volumen für die Fibrille in der Anwendung der Formel für einen Zylinder aus, so erhält man bei der kontrahierten Faser 6 cbmm, bei der ruhenden 5,9 cbmm. Also angesichts der oben erwähnten Fehlerquellen und Ungenauigkeiten praktisch gleiche Werte, so daß ich annehmen muß, daß sich das Volumen der Elementarleisten und der Fibrillen bei der Kontraktion nicht verändert. Zu dem gleichen Ergebnisse kam ich auf folgende Weise:

Ich photographierte Querschnitte von ruhenden und kontrahierten Muskelzellen eines und desselben Muskelbündels, also des fakultativen und kontrahierten Stadiums von Holmgren, wobei die Diagnose der ruhenden Faser leicht, die der kontrahierten durch den Übergang in schief- und längsgetroffene Muskelzüge sicher gestellt wurde. Die Vergrößerung war 1000fach. Der Umfang der Zellen wurde durchgepaust und auf Millimeterpapier die Zahl der Querschnitte auf einem größeren Raume festgestellt und daraus nun die mittlere Fläche eines Muskelzellenquerschnittes berechnet. Dieser gab für die Extension einen Durchschnittswert von 2.5 qcm für die Kontraktion von 4 qcm. Auf diese Weise habe ich versucht die Variation in der Größe des Querschnittes der einzelnen Zellen auszuschalten. Aus diesen Mittelwerten habe ich die Muskelverkürzung errechnet und zwar in diesem Fall, um das 1,6fache. Nun konnten an reinen Querschnitten die Dicken der Elementarleisten gemessen werden, das tat ich auf zweierlei Art. Ich maß direkt wieviel Elementarleisten auf einen Zentimeter gingen, an den Stellen wo der Rand der Zelle gerade verlief. Dabei erhielt ich für die Extension zwölf Elementarleisten auf 1 cm bei der Kontraktion neun Elementarleisten auf 1 cm. Da nun Elementarleiste und die Zwischenleiste mir gleich stark zu sein schienen, würde die Dicke der Elementarleiste bei der

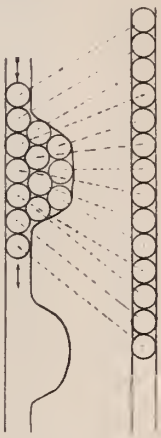
Extension betragen: 1 cm : 2 . 12 = etwa 0,4 mm
bei der Kontraktion 1 cm : 2 . 9 = etwa 0,55 mm

Auch hier ergibt die Ausrechnung des Volumens einer runden Fibrille bei diesem Durchmesser bei der vorhin bestimmten Verkürzung von 1,6 ein Gleichbleiben des Volumen (0,064 und 0,065).

Ferner wurde durch Projektion von Diapositiven die Elementarleiste stark vergrößert und dann gemessen. Ich halte diese Messung aber für besonders ungenau, weil der Rand verschwimmt wenn zu stark vergrößert wird. Da ferner sowohl die kontrahierte wie die unkontrahierte Fibrille im Schnittpräparat, wie wir sahen, nicht gleichmäßig ist, sondern größere Schwankungen je nach den verschiedenen Abschnitten Q und I aufweist, so werden sich bei dieser etwa 10 000fachen Vergrößerung ganz bedeutende Fehler ergeben. Ich habe nun mit einer derartigen Vergrößerung die Dicke der Elementarleiste im fakultativen Stadium mit 2,3 und 2,4 mm, im kontrahierten mit 3 mm gemessen. Auch hier ergibt die Rechnung des Volumens, daß es ungefähr gleich bleibt. Aber wie gesagt, trotz dieser Übereinstimmung bin ich mir bewußt, daß die Fehlerquellen zu große sind, um eine Entscheidung der Frage zu bringen, besonders da nach Gutherz (10) die kontrahierten Fasern weniger als die ruhenden schrumpfen sollen, wofür ich freilich bei meinem Objekt keine Anhaltspunkte habe. Messungen an lebensfrischen Objekten sind leider nicht durchführbar. Jedenfalls stehen meine Angaben im Widerspruch zu Meigs, welcher wie Mc Dougall bei der Kontraktion eine Volumzunahme der Fibrille annimmt. Meigs sucht auch die Maße der vorsichtigen und genauen Arbeit Hürthles für die Hypothese zu verwenden, daß die Fibrillen im ganzen die quellenden Elemente darstellen. Hürthle selbst verwahrt sich aber gegen diese Auslegung, weil die bei der Kontraktion gemessene Volumvergrößerung von 17 % nur dadurch zustande kommt, daß die Maße der sichtbaren anisotropen Substanz, also des Q-Abschnittes auch für die isotrope nicht-meßbare angenommen wurden. Nun sahen wir, daß in der Ruhe gerade diese isotropen Abschnitte stark verjüngt sind und sich erst bei der Kontraktion gerade stark vorbauchen. Falls dieses auch für die lebende Faser zutrifft, so würde dieses schon genügen, um die Volumzunahme von 17 % illusorisch zu machen. Morphologisch dürfte, wie gesagt, diese Frage überhaupt nicht einwandfrei zu lösen sein, aber bis auf weiteres halte ich es auf Grund meiner Messungen für das Wahrscheinlichste, daß das Volumen der Fibrille bei der Verkürzung gleich bleibt.

Als eines der wesentlichsten Resultate meiner Untersuchung sehe ich die Tatsache an, daß bei einer Reihe von Objekten mit aller Deutlichkeit eine Fibrillenhülle konstatiert werden konnte. Diese Fibrillenhülle ist es, die bei der Kontraktion ganz besondere morphologische Veränderungen zeigt. Es treten in regelmäßigen Abständen Verdickungen und Aus-

buchtungen der Fibrillenhülle ein, wie in Fig. 20 und 19 (Taf. XXIII) zu sehen ist und die oben als Grundlage für den Kontraktionsstreifen C geschildert wurden. Ich halte diesen Befund für außerordentlich wichtig, denn bisher fanden wir bei der Verkürzung eine gleichmäßige Verdickung bei unverändertem Volumen, so bei der ganzen Muskelzelle, bei Rinde und Mark, bei der Elementarleiste und Fibrille als Ganzes. Hier findet nun eine diskontinuierliche formveränderte Umgestaltung bei der Kontraktion statt, so daß ich glaube berechtigt zu sein, hier den morphologischen Ausdruck für die Triebkraft der Muskelleistung zu erblicken. Eine ganz grobe willkürliche Konstruktion möge dies erläutern, wie es in Textfig. E illustriert ist. Stellen wir uns die Hülle der erschlafften Faser im Längsschnitt vor als von 14 Kreisen gebildet, welche die kleinsten Teilchen darstellen sollen. Bei der Verkürzung auf die Hälfte entsteht dieser charakteristische, meist nur nach innen vorspringende Bauch, der nun aus sieben Kreisen besteht, während die äußere Schicht ebenfalls auf sieben Kreise reduziert ist. Jeder Kreis der kontrahierten Faser entspricht natürlich einem der unkontrahierten, was durch die gestrichelten Linien angedeutet ist. Schon durch die Konvergenz dieser Linien kommt die verkürzende Komponente zum Ausdruck. Wird ein Teil nach innen verschoben, so wird er auf seinen Nachbar einen Zug und Druck ausüben und das Resultat dieser ganzen Verschiebung wird ein zweifaches sein. Erstens ein Zug in der Richtung der Pfeile, welcher die Muskelverkürzung bedingt, und zweitens ein Druck auf den Inhalt der Fibrillenröhre, den ich mir flüssig vorstelle (Tröpfchenbildung der Fig. 26, Taf. XXIII). Diese Kompression auf den Fibrilleninhalt wird entweder kompensiert werden können durch Flüssigkeitsaufnahme (Imbibition) in der Fibrillenhülle und zwar offenbar in die vorspringende Leiste, oder aber, die Flüssigkeit wird durch die Hülle in das Sarkoplasma ausgepreßt, wobei das Volumen verringert wird, oder man setzt voraus, daß in die Leiste ebensoviel freies Zwischenwasser vom Sarkoplasma aufgenommen wurde. Im ersteren Falle würde der Kontraktionsvorgang sich innerhalb der Fibrille selbst abspielen. Wir könnten direkt von »kontraktilen Fibrillen« sprechen, während im zweiten Falle eine Wechselwirkung mit dem Sarkoplasma stattfindet. Diese letztere Möglichkeit erscheint mir auf Grund der Versuche von Overton die wahrscheinlichere, wofür auch die oben beschriebenen Bilder starker Diffusion sprechen würden.



Textfig. E.

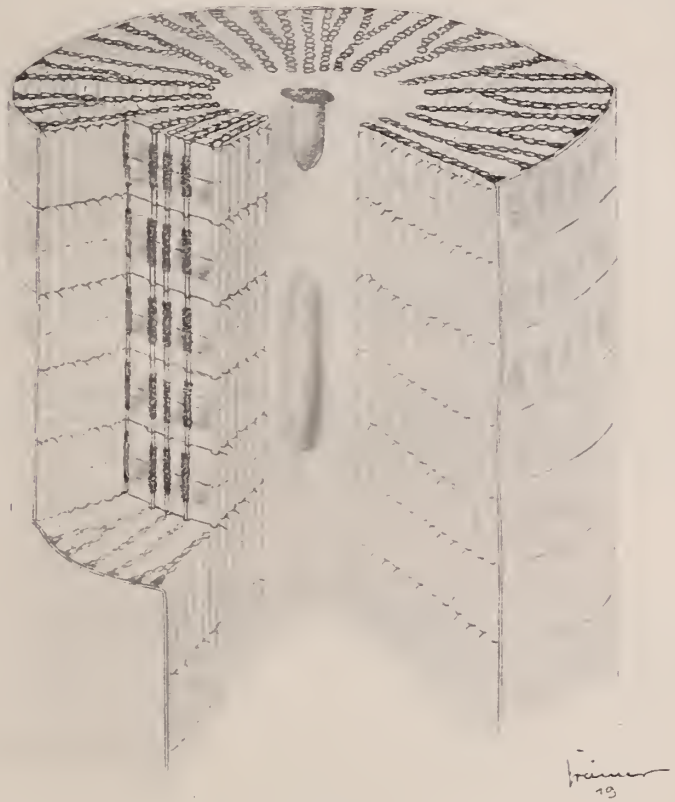
Mit der Auffindung dieser leistenartigen Verdickungen der Fibrillenhüllen kann man sich bei Theorien der Muskelkontraktion an ein positives sichtbares Gebilde halten und die hypothetischen Disdiaklasten Brückes, die Inotagmen Engelmanns und die Protomeren Heidenhains wären überflüssige und den Tatsachen nicht entsprechende Annahmen. Freilich ist mit der Verdickung der Fibrillenhülle im Kontraktionsstreifen nichts über das Wesen der Kontraktion selbst ausgesagt. Der primäre Vorgang ist ja unzweifelhaft ein chemischer, sei es die Bildung von Milchsäure oder irgendeines andern Stoffes, welcher, sei es durch Quellung, sei es durch Veränderung der Oberflächenspannung, sekundär die Verkürzung auslöst, dadurch, daß Kolloide verändert werden. Bei der Quellungstheorie würden wir also annehmen, daß es die Fibrillenhülle ist, welche durch ihre regelmäßigen Vorsprünge diesen Mechanismus bedingt. Daß diese Auftreibungen nun so regelmäßig erfolgen, dürfte von den Grundlamellen abhängig sein, die außer der Ansehirrung der Fibrillen für Zuleitung dieses auslösenden Stoffes dienen dürften, wobei der Mittelstreifen dieselbe, wenn auch schwächere Funktion, als der Z-Streifen besitzt, was daraus hervorgeht, daß bei beginnender Kontraktion ein schwächerer Mittelstreifen auftritt. Es scheint mir also ein prinzipieller Unterschied zwischen Z- und M-Streifen nicht zu bestehen, denn es treten in der Übergangszone von Ruhe zur Kontraktion in M ähnliche Verdickungen auf wie bei Z ,nur in geringerer Ausdehnung. Die Inokommahöhe verhält sich in diesem Übergangsstadium zur Kontraktion wie 3 : 2. Späterhin scheinen mir diese Verdickungen im Mesophragma zu verschwinden, wenn die Ausbauchung bei Z zur völligen Stärke ausgewachsen ist, doch halte ich es nicht für ausgeschlossen, daß aus einem Mittelstreifen *M* sich auch ein Kontraktionsstreifen *C* ausbildet. Nimmt man als treibende Kraft der Muskelverkürzung osmotische Veränderungen an, die mit Ionenwanderung einhergehen, so gewinnt man aus meinen Befunden die Möglichkeit, Stoffe, die in das gebundene Faserwasser eingedrungen sind, bei der Kontraktion durch die vorspringenden Teile der Fibrillenhülle aus dieser wieder herauszuschaffen. Durch die partielle Wandverdickung wird die zentrale Flüssigkeit ausgetrieben.

Zusammenfassung.

Als Zusammenfassung meiner Befunde sei eine schematische Zeichnung *F* beschrieben:

Die Muskelzelle ist plastisch gezeichnet und zunächst ein Keil, der bis zum Kernzentrum reicht, entfernt. Außerdem ist an einer Stelle

noch ein rechteckiger Abschnitt herausgeschnitten gedacht, so daß man den Längsschnitt erkennen kann. Zunächst sei der oberflächliche Querschnitt beschrieben. In der Mitte der Kern, der sich nach unten zu plastisch fortsetzt und eine längsovale Gestalt hat. Es handelt sich hier um eine ruhende Muskelfaser. Der Kern liegt in einer mäßig großen zentralen Protoplasmasäule, aus der weiter unten noch ein Kern, aus dem ebenfalls



Textfig. F.

ein Keil entfernt ist, herausschimmert. Der Querschnitt zeigt radiär angeordnete Elementarleisten, die aus einer Reihe heller Fibrillen bestehen. (Wie diese Fibrillen miteinander verbunden und anderseits die Elementarleiste mit der äußeren Hülle durch füßchenartige Verstärkungen der Grenzschichten verknüpft sind, zeigt noch größer und deutlicher die schematische Textfig. D und G.) Die Fibrille selbst erscheint hell, die Fibrillenhülle dunkel. Das sieht man auch auf dem Längsschnitt. Auch hier

ist das Zentrum der Fibrille hell, die Ränder, welche die Hülle darstellen, dunkel gezeichnet. Betrachten wir ein Inokomma, so sehen wir, daß das Telophragma um die Fibrille herumgeht, sie umfaßt. Außer dem Telophragma sehen wir schwächer dargestellt das Mesophragma, die als Q J und QM bezeichneten Querzüge noch schwächer. Auf der Textfig. G sehen wir in stärker vergrößertem Maße diese Verhältnisse. Wir sehen die Fibrillen als Röhren dargestellt, sehen die Reihe von Querzügen als Membranellen flächenhaft und sehen die Befestigung an der äußeren Hülle H. Außer diesen Querzügen verlaufen auf dem Querschnitt dunklere Züge als konzentrische Kreise, die als senkrechte Wände mit den vorhin erwähnten Inophragmen lauter kleine Fächer bilden (Textfig. G). In diesen Kammern sind die Q-Körner als einzelne große ovale oder zwei bis drei kleinere Tropfen eingezeichnet. Sie durchsetzen die Kammerwände und schimmern auch durch die Hülle hindurch und rufen die Querbänder hervor. Der Abschnitt der Fibrille, dem sie anliegen, ist durch eine krümlige oberflächliche Scheide zu dem stark färbbaren Q-Abschnitt der Fibrille geworden. In Wirklichkeit ist aber der zentrale (flüssige?) Inhalt der Fibrille unverändert.

Bei der Kontraktion findet eine Verdickung der Hülle statt, welche einmal die Verkürzung der Muskelfaser bedingt und zweitens als Motor dienen kann für Flüssigkeitswanderungen.

Literaturverzeichnis.

Aubert (1853). Über die eigentümliche Struktur der Thoraxmuskeln der Insekten. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. IV.

Apathy, St. (1892). Kontraktile und leitende Primitivfibrille. Mitt. Zool. Stat. Neapel. Bd. X.

—— (1894). Das leitende Element des Nervensystems und seine topographischen Beziehungen zu den Zellen. Ibid. Bd. XII.

Biedermann, W. (1876). Zur Lehre vom Bau der quergestreiften Muskulatur. Sitzungsber. Akad. d. Wissensch. in Wien. III. Abteilung. Bd. LXXIV.

Bremer, L. (1883). Über Muskelspindel nebst Bemerkungen über Struktur, Neubildung und Innervation der quergestreiften Muskelfaser. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXII.

Bütschli, O. und Scheviakoff, W. (1891). Über den feineren Bau der quergestreiften Muskelfasern von Arthropoden. Biol. Zentralbl. Bd. XI.

Ciaccio, G. V. (1882). Sur l'anatomie microscopique des muscles, qui servent à mouvoir les ailes des insectes. Arch. ital. d. Biologie. T. II.

—— (1887). Memorie R. Academia d. Scienze Bologna. T. VIII. Serie IV.

v. Ebner, V. (1918). Über den feineren Bau der Flügelmuskelfaser der Insekten. Sitzungsberichte d. kais. Akad. d. Wiss. Wien. Math.-naturwissensch. Klasse. Abt. III. Bd. CXXVII.

Enderlein, G. (1900). Beitrag zur Kenntnis des Baues der quergestreiften Muskeln bei den Insekten. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LIV.

Engelmann, Th. W. (1881). Über den Ursprung der Muskelkraft. Leipzig. W. Engelmann.

—— (1893). Über den faserigen Bau der kontraktilen Substanzen. Arch. f. ges. Phys. Bd. XXV.

Franz, V. (1916). Das Problem der uni- oder multizellulären Entwicklung der quergestreiften Muskelfasern. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXXXVII.

Fusari, R. (1894). Etude sur la structure des fibres musculaires striées. Arch. ital. Biol. Bd. XXII.

Goldschmidt, R. (1910). Das Skelett der Muskelzelle von Ascaris, nebst Bemerkungen über den Chromidialapparat der Metazoenzelle. Arch. f. Zellf. Bd. IV.

Gutherz, S. (1910). Zur Histologie der quergestreiften Muskelfaser, insbesondere über das Querschnittsbild bei der Kontraktion. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXXV.

Heidenhain, M. (1911). Plasma und Zelle. Jena.

Holmgren, E. (1907). Über Sarkoplasmakörner quergestreifter Muskelfasern. Anat. Anz. Bd. XXXI.

—— (1910). Untersuchungen über die morphologisch nachweisbaren stofflichen Umsetzungen der quergestreiften Muskelfasern. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXXV.

—— (1912). Weitere Untersuchungen über die morphologisch nachweisbaren Veränderungen der Muskelfaser. K. Swenska Vetenskaps Akad. Handlingar. Bd. XLIX Nr. 2.

Hürthle, K. (1908). Über die Struktur des quergestreiften Muskels im ruhenden und tätigen Zustand und über seinen Aggregatzustand. Biol. Zentralbl. 27.

—— (1909). Über die Struktur des quergestreiften Muskels von Hydrophilus im ruhenden und tätigen Zustand. Arch. f. ges. Phys. Bd. CXXVI.

—— (1914). Erwiderung auf Meigs. Pflüg. Arch. f. d. ges. Phys.

Kielich, J. (1918). Beiträge zur Kenntnis der Insektenmuskeln. Zool. Jahrb. Bd. 40. Abt. f. Anat.

Knoche, V. (1909). Über die Struktur der sogenannten »interstitiellen Körner« (Kölliker) der Flügelmuskelfaser der Insekten. Anat. Anz. Bd. XXXIV.

Kölliker, A. v. (1888). Zur Kenntnis der quergestreiften Muskelfaser. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool. Bd. XLVII.

Lendenfeld (1881). Beitrag zur Anatomie und Physiologie der Flugorgane der Insekten. Sitzungsber. d. k. k. Akad. d. Wiss. Wien. Bd. LXXX., Abt. I.

Leydig, F. (1885). Zelle und Gewebe. Bonn.

Marcus, H. (1913). Über die Struktur einer glatten Muskelzelle und ihre Veränderung bei der Kontraktion. Anat. Anz. Bd. ILIV.

—— (1914). Über die Struktur der Muskelsäulchen. Anat. Anz. Bd. ILV.

—— (1919). Über die Struktur quergestreifter Muskeln und ihre Veränderung bei der Verkürzung. Sitzungsber. Ges. Morphologie u. Phys. München.

—— (1920). Über die Struktur und Entwicklung quergestreifter Muskelfasern. Anat. Anz. Bd. LII.

Marschall, C. F. (1888). Observation on the Structure and distribution of striped and unstriped Muscle in the animal kingdom and a theorie of muscular contraction. Quart.-Journ. of microsc. Science. T. XXVIII.

Mc. Dougall, W. (1897). On the structure of cross-striated muscle and a suggestion as to the nature of the contraction. Journ. of Anat. and Physiol. T. XXXI.

Meigs, E. B. (1908). The structure of the element of cross-striated muscle and the changes of form which it undergoes during contraction. Zeitschr. f. allg. Phys.
—— (1914). Ob die Fibrillen der quergestreiften Muskeln ihr Volumen während der Kontraktion verändern? Pflüg. Arch. f. ges. Physiologie.
Montgomery, E. (1881). Zur Lehre von der Muskelkontraktion. Pflüg. Arch. ges. Phys. Bd. XXV.
Müller, El. (1891). Theorie der Muskelkontraktion. Leipzig.
Overton (1902 u. 1904). Beiträge zur allgem. Muskel- und Nervenphysiologie. Arch. f. ges. Phys. Bd. XCII und CV.
Prenant, A. (1912). Document sur l'histophysiologie des cellules musculaires. Livre jubilaire du Prof. Ch. Richet.
Ranvier (1880). Leçons d'anatomie générale sur le systeme musculaire. Paris.
Retzius, G. (1890). Muskelfibrille und Sarkoplasma. Biolog. Unters. Neue Folge 1. Stockholm.
Rollett, A. (1891). Kontraktion und Doppelbrechung quergestreifter Muskelfasern. Denkschriften. Akad. Wien. Bd. LVIII.
Schaffer, J. (1893). Beiträge zur Histologie und Histogenese der quergestreiften Muskelfaser des Menschen und einiger Wirbeltiere. Sitzungsberichte d. K. Akad. d. Wiss. in Wien. Bd. CII, Abt. III.
—— (1918). Veränderungen an Gewebeelementen. Anat. Anz. Bd. LI.
Thulin, J. (1909). Morphologische Studien über die Frage der Ernährung der Muskelfasern. Skandinavisch. Arch. f. Phys. Bd. XXII.
Tourneux (1895). Sur les modifications structurales que présentent les fibrilles des muscles jaunes du Dytique pendant la contraction. Journal de l'Anatomie et Physiol. Bd. XXVIII.
van Gehuchten, A. (1888). Etude sur la structure intime de la cellule musculaire striée Celulle 2 et 4.
Verrati (1902). Ricerche sulla fine structura della fibra muscolare striata. Memor. dell Instituto lomb. di Scienze e lettere. Classe Sc. matem. e natur. Vol. XIX. X delle ser. III.
Wagener, G. R. (1874). Erscheinungen an den Muskeln lebendiger Corethra plumicornes-Larven. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. X.

Tafelerklärung.

Tafel XXII.

Querschnitte durch Flügelmuskelzellen der *Libellula*.

Fig. 1. Konzentrische Ringfasern. Sarkolemma und stärker gefärbte Randfibrillen in denselben. Compensationsocular 8, homogene Ölimmersion 2 mm. Num. Apertur 1,4. Vergrößerung etwa 1600fach.

Fig. 2. Konzentrische Ringe. Durch die einseitig eindringende Fixationsflüssigkeit (Alkohol) ist das Sarkoplasma auf die rechte Seite der Zellen gedrängt. In der Mitte eine größere Zelle mit verwaschenem Aussehen, wahrscheinlich beginnende Degeneration. Comp.-Oc. 4, homog. 2 mm Immersion, Vergrößerung 1000fach.

Fig.3. Grenzschichten der Elementarleisten als dunkle Linien sichtbar. Vereinzelte Querzüge zwischen den Elementarleisten. An der Befestigungsstelle der Ele-

mentarleiste an der äußeren Hülle sieht man wie die Grenzschichten in einem dunklen Korn in das Sarkolemma übergehen. Vergoldungspräparat, Comp.-Oc. 8, 2 mm. Immersion, etwa 1600fache Vergrößerung.

Fig. 4—8. Querschnitte, welche den Stadien Holmgrens entsprechen, dessen Nomenklatur angewandt wird. Färbung Heidenhains Eisenhämatoxylin und Thiazinrot.

Fig. 4. Postregeneratives Stadium, schmale blasse Elementarleisten und dunkel gefärbte rundliche Sarkoplasmakörner, die in konzentrischen Reihen angeordnet sind.

Fig. 5. Aktivitäts- oder Kontraktionsstadium, blasse Elementarleisten, welche ihre Zusammensetzung aus Fibrillen ahnen lassen, ungefärbte Sarkoplasmakörner, zahlreiche Querzüge zwischen den Elementarleisten erkennbar. In der Mitte ein dunkel gefärbter Kern.

Fig. 6. Regenerationsstadium. Ungefärbte helle Elementarleisten, zwischen tiefblau gefärbten Sarkoplasmakörnern.

Fig. 7. Regeneration-Übergangsstadium. Die Sarkoplasmakörner teilweise dunkel, teilweise vakuolisiert.

Fig. 8 u. 9. Fakultatives Stadium. Breite Sarkoplasmasäule in deren Mitte zum Teil ein dunkler Kern liegt. Elementarleisten dunkel gefärbt, Sarkoplasmakörner als solche nicht gefärbt und nachweisbar. In Fig. 8 extrem schmale Elementarleisten, in Fig. 9 extrem dicke Elementarleisten.

Fig. 10. »Wirbelsturmstadium«. Nur bei genauerer Betrachtung sind die Elementarleisten als helle Streifen zu erkennen, denen dunkles Protoplasma anlagert.

Fig. 11. Dasselbe daneben normales fakultatives Stadium.

Fig. 10 u. 11 Eisenhämatoxylinfärbung.

Fig. 12. Elementarfibrillen als dunkle Punkte, innerhalb der Elementarleisten aufgereiht. Nachvergoldung.

Fig. 4—12 aufgenommen mit Comp.-Oc. 8, 2 mm Immersion, Vergrößerung etwa 1600fach.

Fig. 13—16 Aufnahmen in ultraviolettem Cd-Licht. Num. Apertur 2,5, mit Oc. 5 und Quarz-Glyzerinimmersion von num. Ap. 1,7.

Fig. 13 800fache, Fig. 14—16 1000fache Vergrößerung.

In Fig. 13 sind die Elementarleisten hell und man sieht die Querschnitte der Elementarfibrillen als helle Punkte darin. Im Sarkoplasma die Sarkoplasmakörner, die dunkel erscheinen, offenbar wegen starker Lichtbrechung.

Fig. 14 entspricht einem fakultativen Stadium. Gut ausgebildete dunkle Grenzschichten, die auch zentral durch einen Querzug miteinander verbunden sind. Innerhalb der Elementarleisten sieht man die Elementarfibrillen als helle Punkte.

Fig. 15 entspricht einem Regenerationsstadium, die Elementarleisten sind hell, die Körner dunkel. Sehr deutlich ist das Sarkolemma zu erkennen und auch die Verbindung von zwei Muskelzellen durch Querzüge.

Fig. 16. Die Elementarleisten sind auch hier hell, sehr schmal und gelegentlich sind die Grenzschichten zu erkennen. Entspricht einem Regenerations- oder Postregenerationsstadium.

Tafel XXIII.

Muskelzellen der Libelle. Längsschnitte.

Fig. 17. Totalpräparat einer Muskelzelle in Glyzerin. Aufnahme in ultraviolettem Licht, 1000fache Vergrößerung. Die Kerne *K* dunkel oval durchschimmernd, die Pfeile

zeigen auf den scharf gezogenen Z-Streifen, der von hellen Querstreifen mit glänzenden I-Körnern begrenzt wird. Die dunklen Querbänder entsprechen zum Teil keinen morphologischen Gebilden, sondern sind Beugungserscheinungen der etwa 15 μ dicken zylinderischen Muskelzelle. Eine Längsfibrillierung ist erkennbar.

Fig. 18—22. Längsschnitte, Comp.-Oc. 4, 2 mm homog. Ölimmersion, Vergrößerung etwa 800fach.

Fig. 18. Kontraktion, in der Mitte die Endoplasmasäule mit rundlichen Kernen ungefähr gleich breite helle und dunkle Querstreifen. Die letzteren sind die Kontraktions-, streifen c. Färbung Eisenhämatoxylin.

Fig. 19. Kontraktion. Die einzelnen Fibrillen bauchig verdickt, bilden den Kontraktionsstreifen. Goldpräparat.

Fig. 20. Kontraktion. Die Fibrille ist von dunklen Rändern und Grenzschichten umsäumt, die am Kontraktionsstreifen verdickt nach innen hineinragen. Doch ist stets ein helles durchlaufendes Lumen erkennbar. Goldpräparat.

Fig. 21. Am Anschnitt der Muskelzelle sieht man wiederum in der Mitte eine helle Lichtung von dunklen Rändern umgeben. In der Fibrille dunkle Körner, die in der Quere miteinander durch den Z-Streifen verbunden sind. Zwischen diesem ist schwächer der Mittelstreifen entwickelt, der ebenfalls ein dunkles Korn in der Fibrille bildet. Vergoldungspräparat.

Fig. 22—24. Stadien des unverkürzten Muskels.

Fig. 22. Die durch Vergoldung besonders im Q-Abschnitt dunkel gefärbte Fibrille zeigt Verdickungen und Verjüngungen, entsprechend den dunklen und hellen Querbändern. Die dunklen sind auch durch Färbung der Sarkoplasma- oder Q-Körner mitbedingt. Die einzelnen Fibrillen sind durch Querzüge an der Grenze der dunklen Q-Bänder miteinander verbunden. Vereinzelte M-Streifen.

Fig. 23. Regenerationsstadium. Eisenhämatoxylinpräparat, die Längsfibrillierung undeutlicher. Durch gleichmäßig intensive Färbung der Fibrille und der Sarkoplasmakörner entstehen die Regenerationsbänder R von Holmgren. In der Mitte die Endoplasmasäule mit schwach gefärbten länglichen Kernen. An einzelnen Stellen erkennt man die Fibrille als helle Striche.

Fig. 24. Längsschnitt durch vier Muskelzellen, von denen drei die Endoplasmasäule mit länglich gestreckten Kernen der ruhenden Muskelfaser aufweisen. Links ein Fig. 22 entsprechendes Bild dunkler Querbänder, wie sie durch den Q-Abschnitt quergetroffener Elementarleisten und den dunkel gefärbten Sarkoplasmakörnern gebildet werden. Auf der rechten Hälfte der gleichen Muskelzelle fehlt diese grobe Querstreifung. Hier ist die Elementarleiste in ihrer ganzen Breite getroffen, daher von gleichmäßig dunkler Farbe, nur von etwas schief gestellten dünnen Z-Streifen durchsetzt, wie sie bei der isolierten Elementarleiste, Fig. 27, deutlich zu sehen sind.

Fig. 25. Stadium der Ruhe, wie Fig. 22. An jeder Fibrille sieht man eine zentrale Lichtung, die von dunklen Grenzschichten umrandet ist. Zwischen den Fibrillen Sarkoplasmakörner, sowie Querfaserzüge. Im Q-Abschnitt eine krümlige Auflagerung auf der Fibrillenhülle.

Fig. 26. In der Mitte etwas unscharf. Stadium der Ruhe. Mehrere Muskelzellen zeigen die breiten Querbänder der Regeneration, andere nur eine Längsfibrillierung. Innerhalb dieser Längsfibrillierung sieht man helle Punkte V, die offenbar Flüssigkeitstropfen und eine postmortale Erscheinung sind. Sehr deutlich sind die Querfaserzüge zu erkennen, wo die Sterne eingezeichnet sind. Sie geben mit den Längsfibrillen dem Bilde ein kariertes Aussehen. Das dunkle Querband wird von solchen Querzügen begrenzt,

wie an der eingerissenen Stelle des Präparates R der dunklere scharf gezogene Strich beweist. Außerdem sind im Querband noch drei dunkle Striche vorhanden. Also ein mittlerer dem M-Streifen entsprechender Querfaserzug und noch ein Paar QM zwischen diesen und der Querbandgrenze QI.

Fig. 27. Isolierte Elementarleiste, Zupfpräparat in Glyzerin. Von der Fläche gesehen mit einzelnen noch anhaftenden Sarkoplasmakörnern, außer der Längsstreifung deutliche schiefe Querstreifen, die bei A schärfer und schmäler erscheinen als bei B. Seitlich herausragende Stummel abgerissener Z-Streifen.

Fig. 25—27a sind bei 1000facher Vergrößerung in ultraviolettem Licht aufgenommen. Fig. 27b homogene Immersion, Comp.-Oc. 8, etwa 1600fache Vergrößerung. Ungefärbt.

Fig. 28. Quergetroffene Elementarleisten mit dunklen Grenzschichten, dazwischen die Sarkoplasmakörner. Längsschnitt durch Flügelmuskel einer großen Agrionlarve. Vergrößerung 1600fach.

Fig. 29. Abgesprengter, oberflächlicher Teil einer Muskelzelle der Libelle, a) bei 1000facher, b) bei 2000facher Vergrößerung in ultraviolettem Licht aufgenommen. Neben dem zentral hellen, am Rande dunklen quergetroffenen Elementarleisten sind parallel verlaufende feinste Faserzüge vorhanden, die mit der Querfaser, dem Zwischenstreifen in regelmäßigen Abständen knötchenartige Verdickungen aufweisen und keinerlei direkte Verbindung mit den Myofibrillen zu haben scheinen. Zupfpräparat in Glyzerin. Ungefärbt.

Fig. 30. Stadium mäßiger Kontraktion. Die Fibrillen zeigen wiederum dunkle Grenzschichten, die in bestimmten Stellen verdickt den Kontraktionsstreifen bilden, Querfaserzüge zwischen den Fibrillen vorhanden.

Fig. 31. Längsschnitt durch den Flügelmuskel derselben Agrionlarve, von der Fig. 28 stammt. Die quergetroffenen Elementarleisten weisen dunkle Grenzschichten auf, die periodisch verdickt sind und das Verhalten von Fig. 20 verdeutlichen. Goldpräparat, etwa 1600fache Vergrößerung.

Fig. 32. Kontraktionswelle, oben ruhende, unten kontrahierte Faser einer Flügelmuskelzelle einer großen Aeschnalarve. Oben längliche Kerne, helles Protoplasma, unten rundliche Kerne, dunkles opakes Protoplasma. Aus der Inokommahöhe kann eine Verkürzung auf etwa die Hälfte geschlossen werden. Das Verhältnis von Rinde und Mark bleibt das gleiche. Zwischen den Kernen der ruhenden Faser sieht man eine sternförmige Figur dichteren Protoplasmas, das mit den Zwischenstreifen in Beziehung zu stehen scheint. Vergrößerung etwa 800fach. Goldpräparat.

Fig. 33. Kontraktionswelle einer Skelett-Muskelfaser der Libelle. Oben, Ruhe unten Kontraktion; an der mit einem Pfeil bezeichneten Stelle sieht man eine einzelne Fibrille, welche dunkle Grenzschichten aufweist. In der Mitte vom Q-Abschnitt ein dunkles Korn, das den Mittelstreifen verursacht. Der Z-Streifen durchsetzt das Protoplasma. Vergrößerung etwa 800fach.

Fig. 34. Kontraktionsstadium, Flügelmuskel einer Wasserwanze. *Notonectes*. An einzelnen Stellen erkennt man, daß der dunkle Kontraktionsstreifen C aus zwei dunklen Körnern in der Fibrillenhülle gebildet wird. (Wie in Fig. 20 und 31.) Comp.-Oc. 8, 2 mm Immersion. Vergrößerung etwa 1600fach.

Fig. 35. Kontraktionswelle durch die Flügelmuskel einer Hummel. Im gedehnten Abschnitt rechts eine dünne helle Faser mit dunklem Ringe. Im kontrahierten Abschnitt sieht man, daß der Kontraktionsstreifen C wiederum aus zwei Körnern in der Hülle be-

steht, während eine zentrale Lichtung durchgeht. Außerdem in M schwächere Verdickung der Hülle. Vergrößerung 1000fach. Goldpräparat.

Fig. 36. Längsschnitt durch Herzmuskelfaser des Menschen. Lebenswarm in Formol fixiert. Aufnahme in ultraviolettem Licht. 1000fache Vergrößerung. Auch hier sieht man dunkle Begrenzungen der Fibrille, schwachen M-Streifen.

Tafel XXIV.

Fig. 37. Querschnitt durch den Flügelmuskel von *Dytiscus marginalis*. Dunkle Fibrillenhülle durch hellen Spalt von Fibrilleninhalt getrennt. K = Kern, F = Fibrille. 1000fache Vergrößerung. Goldpräparat.

Fig. 38 und 39. Querschnitte durch Muskelzellen der *Appendicularie*: *Oikopleura longicauda*. In Fig. 38 Fibrillen und quere Verbindungszüge, in Fig. 39 die Grenzschichten deutlich erkennbar. Goldpräparat. 1600fache Vergrößerung.

Fig. 40. Dasselbe Objekt im Längsschnitt. Aufnahme in ultraviolettem Licht. 1000fache Vergrößerung. Dunkle Grenzschichten.

Fig. 41—48. Flügelmuskel der Hummel.

Fig. 41. Querschnitt, helle Mitte und dunklen Rand der Fibrille zeigend. Aufnahme bei offener Blende, schwache Thiazinbraunfärbung. Vergrößerung etwa 800fach.

Fig. 42. Dasselbe. Goldpräparat. 1600fache Vergrößerung. Die Querzüge deutlich. Enge Blende.

Fig. 43. Dasselbe Objekt wie Fig. 41. Längsschnitt. Isolierte Fibrillen mit dunklen Rändern, an denen in regelmäßigen Abständen knötchenartige Verdickungen. Vergrößerung etwa 800fach. Goldpräparat.

Fig. 44 und 45. Längsschnitt vom selben Präparat wie Fig. 42. Helle Mitte, dunkle Fibrillenhülle; ausgesprochene Querverbindungen. In Fig. 45 dunkle Querbänder.

Fig. 46—48. Isolierte Fibrillen in ultraviolettem Licht aufgenommen, 1000fache Vergrößerung.

Fig. 46. Stadium der Ruhe.

Fig. 47. Kontraktionsstadium. An einzelnen Stellen sieht man am Rande Verdickungen, während in der Mitte der c-Streifen dünner wird.

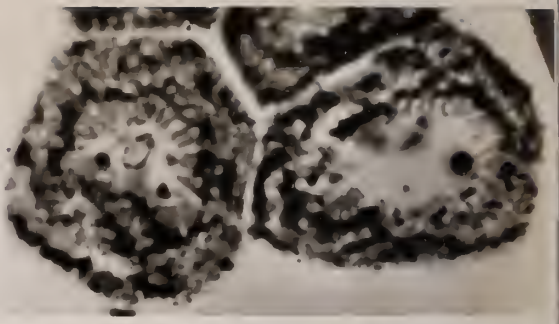
Fig. 48. Kontraktion mit deutlichem Unterschied zwischen Mittelstreifen und Kontraktionsstreifen C, der als oval in Verkürzung gesehen erscheint. Er ragt etwas über die Fibrille heraus. Sarkoplasmakörner auf- und anlagernd.

Fig. 49. Querschnitt durch Herzmuskel wie Fig. 36. 1000fache Vergrößerung in ultraviolettem Licht aufgenommen. Einzelne Fibrillen zeigen eine dunkle Umrandung, manchmal auch inverses Verhalten. Bei Schiefschnitten sind ebenfalls die Fibrillen von dunklen Rändern umgeben.

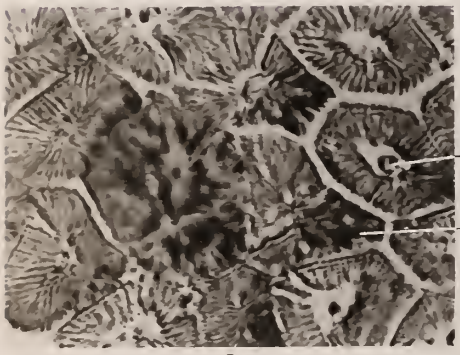
Fig. 50. Das Gleiche bei 2000facher Vergrößerung.

Fig. 51. Menschliches Spermium ungefärbtes Anstrichpräparat bei 1000- und 2000facher Vergrößerung in ultraviolettem Licht aufgenommen. Zur Erläuterung dient die Textfigur.

15



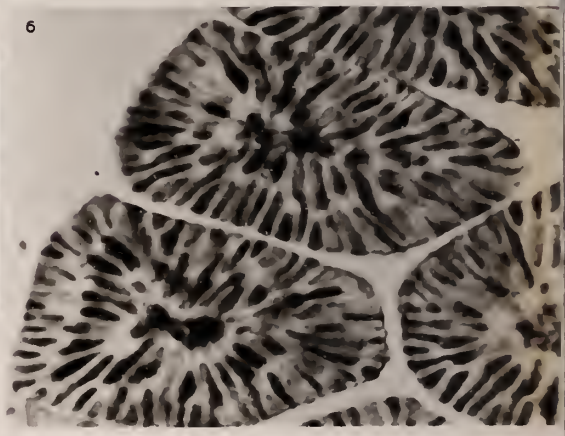
4



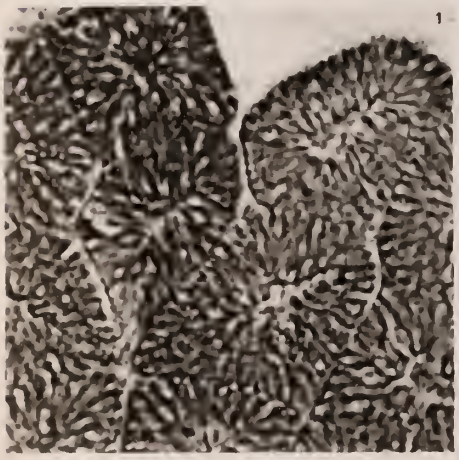
2

5

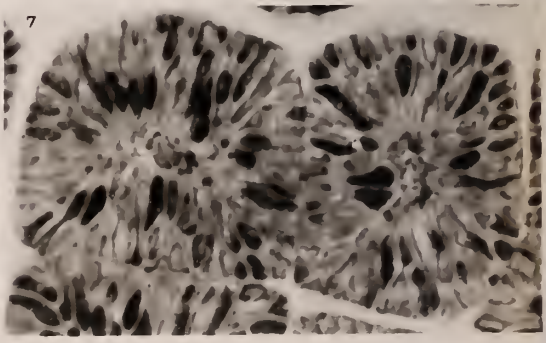
16



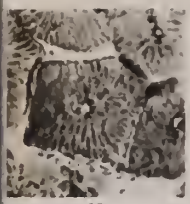
6

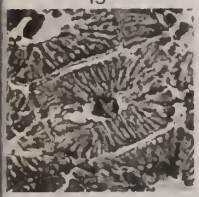


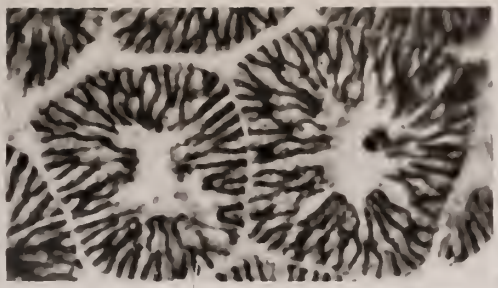
1



7


13

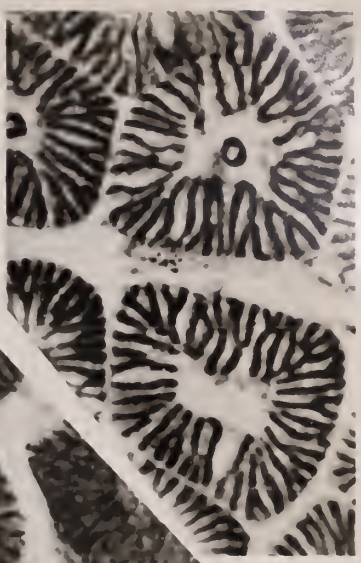

14

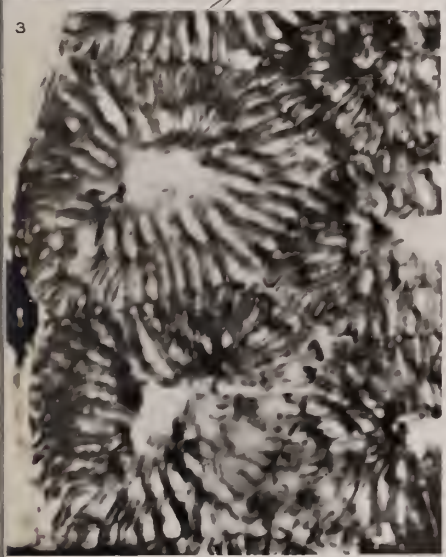

8

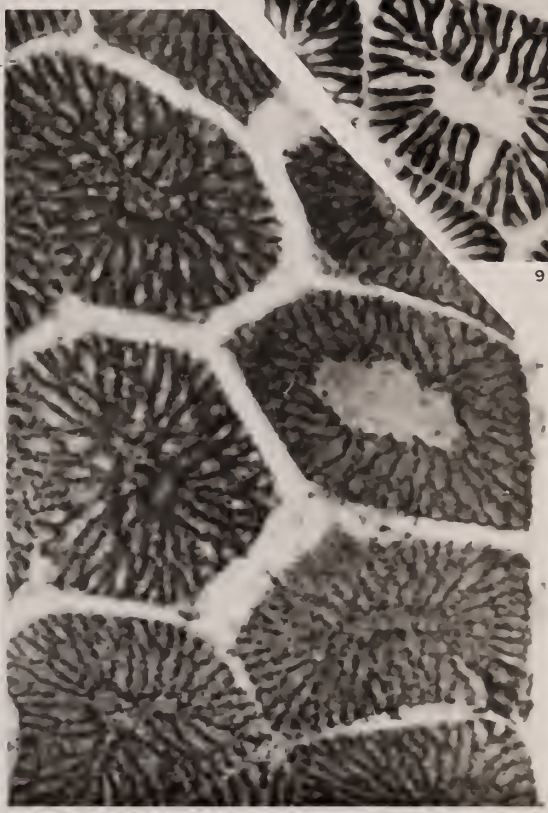
E

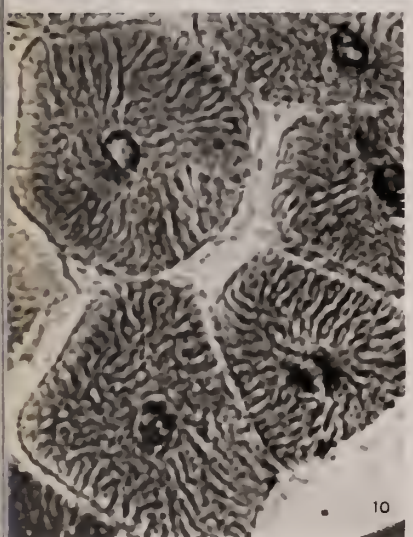
F

G


9


3


12


10

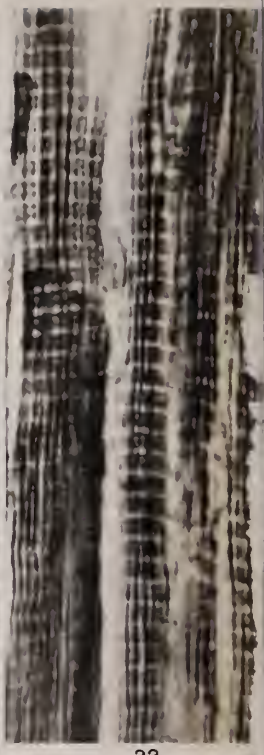
11

ngelmann, Leipzig

Neue Photographische Gesellschaft
Aktiengesellschaft · Berlin-Steglitz

17

26



22

35

21

18

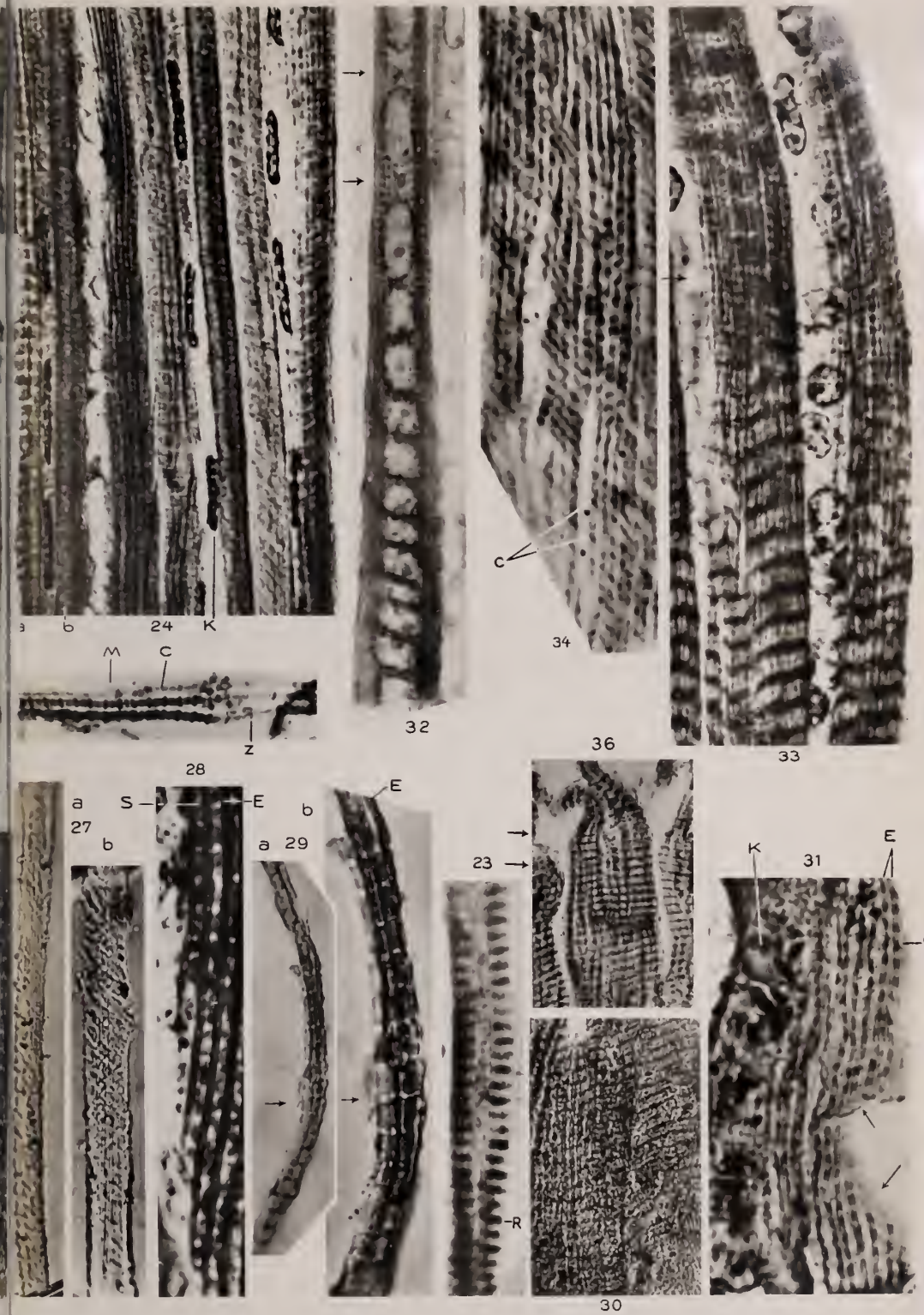
19

20

25

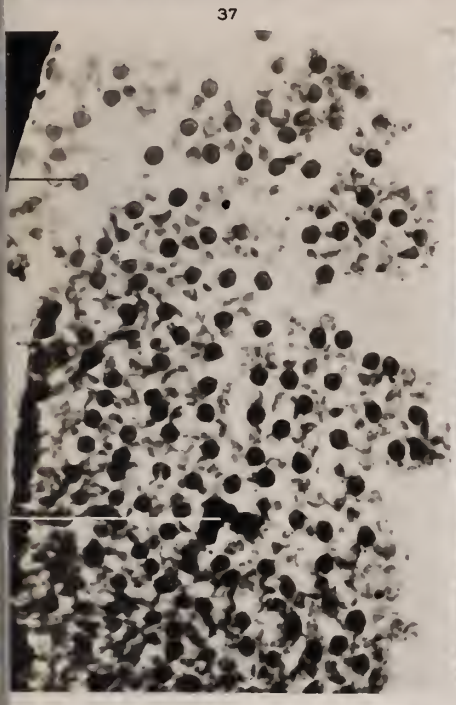
C

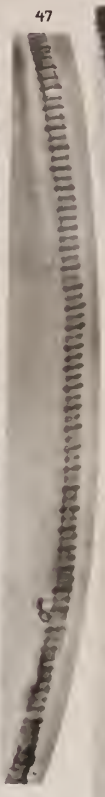
E

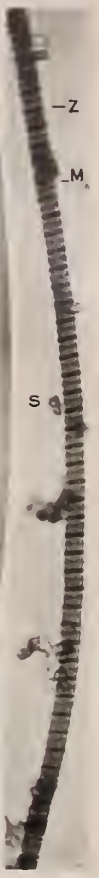


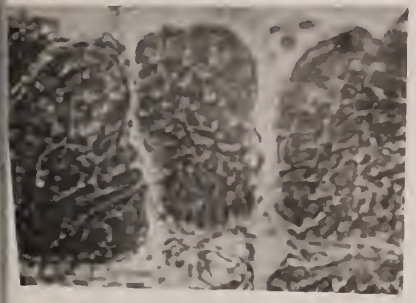
Engelmann, Leipzig

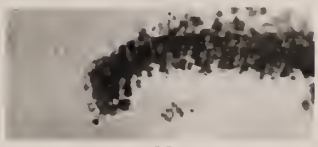
Neue Photographische Gesellschaft
Aktiengesellschaft · Berlin-Steglitz

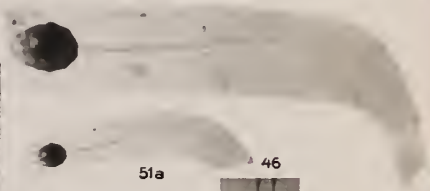


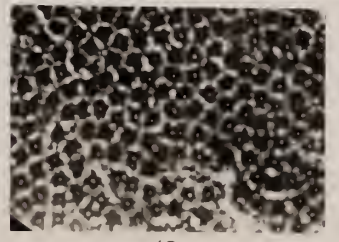


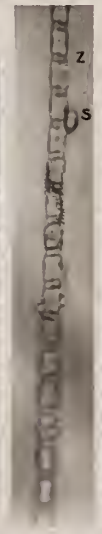












Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig Neue Photographische Gesellsch Aktiengesellschaft Berlin St

Über die Struktur des menschlichen Spermiums.

Von

H. Marcus.

Aus dem anatomischen Institut München.

Mit 1 Textfigur und Fig. 51 auf Tafel XXIV.

Durchblättert man die Lehrbücher, so findet man immer wieder vom menschlichen Spermium die gleichen Bilder, die auf Abbildungen von Retzius basieren, und dann das Mevessche Schema. Und in der Tat, die Retziusschen Figuren sind musterhaft und bei einem so hervorragenden Beobachter wie Retzius wäre es ein aussichtsloses Bemühen, wollte man ohne Anwendung neuer Methoden Neues dazu finden. Eine solche Neuerung, die ich durch die Güte von Prof. Walkhoff anwenden konnte, war die Photographie in ultraviolettem Licht.

Die Resultate waren verblüffend und übertrafen meine Erwartungen, obwohl ich schon seit mehreren Jahren entsprechend den Gedankengängen von Koltzoff in meinen Vorlesungen ein Modell eines Spermiums demonstrierte, das aus einem gebogenen Draht als Gerüst bestand, das in eine heiße Gelatinelösung getaucht, nach der Abkühlung die Form eines Spermiums nachahmte. Der vordere Abschnitt des Kopfes wurde in eine warme Paraffinlösung getaucht und so bildete sich nach dem Erstarren eine Kopfkappe, wie es das Mevessche Schema darstellt. Im Mittelstück war der Draht spiralig gewunden und daher haftete dort mehr Gelatine und verlieh dem »Mittelstück« ein größeres Kaliber als dem Schwanz, wo nur ein dünner Gelatineüberzug haften blieb.

Nach der allgemeinen Auffassung jedoch, die auch im jüngst erschienenen Lehrbuch der Histologie von Schaffer vertreten ist, besteht der Kopf des Spermiums aus einer einheitlichen, nicht weiter zu analysierenden Masse. Man weiß, daß der Kern in »kompakter Form« darin enthalten ist, nimmt eine Kopfkappe an, mehr nach Analogie mit anderen Tierformen und weil der vordere Abschnitt sich färberisch anders verhält

als der hintere. Schließlich ist noch eine Vakuole in wechselnder Lage und Größe bekannt. Wie aber die Form des Kopfes zustande kommt, darüber sind mir weder Angaben noch Erörterungen bekannt. Und doch muß ein bestimmtes Etwas vorhanden sein, das den größeren runden Kern der Spermatide in die spezifische Form des Spermakopfes hineinzwingt, mag dies nun ein Innenskelett oder eine äußere Hülle sein.

Auf alle diese Fragen und Forderungen, die ich, wie gesagt, schon lange gestellt hatte und die mittels Quellung zu lösen ich mich vergeblich bemühte, gab mir die ultraviolette Photographie die gewünschte Antwort.

Ich konnte dabei folgende Punkte feststellen:

1. Eine Kopfkappe, wie sie Meves im Schema darstellt, existiert beim Menschen nicht.

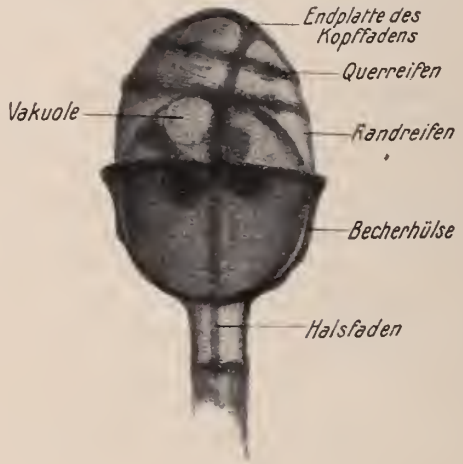


Fig. 1.

2. Dagegen ist im hinteren Kopfabschnitt als äußere Begrenzung ein dunkles kelchartiges Gebilde von $^1/_8\ \mu$ Dicke, in dem durch einen hellen Streifen getrennt der eigentliche Kern sitzt, etwa wie die Eicheln in ihrer Becherhülse. Diese Becherhülse reicht etwas über ein Drittel des Kopfes nach vorn und hört mit scharfem Rande auf, wie aus einer leichten Einkerbung am Spermium ersichtlich ist. Da das ultraviolette Licht stark absorbiert wird, besitzt sie offenbar eine bedeutende Dichte und Festigkeit.

3. Der Kern ist heller als diese Becherhülse, aber ungleichmäßig, was durch die verschiedene Dicke vorne und hinten bedingt ist. Außerdem ist die Vacuole als eine gleichmäßig helle Scheibe ohne Struktur, offenbar ein Flüssigkeitstropfen vorhanden. Der Rand des Kerns ist ein

dunkler, also dichterer Streifen, der genau wie der Draht meines Modells verläuft und den ich »Randreifen« benennen will. Dieser Randreifen ist aber nicht glatt und gleichmäßig, sondern weist in regelmäßigen Abständen knotenartige Verdickungen auf. Diese dunklen Streifen verlaufen nicht nur am Rand des Spermiumkopfes, sondern von diesem ausgehend auch quer wie Reifen eines Fasses. Ich konnte zwei solcher »Querreifen« oberhalb der Becherhülse beobachten. Auch hier sind knotenartige Verdickungen in regelmäßigen Abständen, die ich für Knotenpunkte eines Gitters halte, obwohl ich ein solches nur einmal zu Gesicht bekam. Ich glaube, dieser eine positive Befund genügt für die plausible Annahme, daß ein korbartiges festeres Gerüst das formative Element des Spermiumkopfes gleichsam als Exoskelett bildet, das ich »Randkorb« bezeichnen will.

4. Außerdem ist ein dunkler Längsstreifen deutlich, der in einer Verstärkung des oben beschriebenen Randreifens nahe der Spitze beginnt und in der Richtung zum Schwanz zu verfolgen ist, deutlich bis zur Becherhülse, undeutlicher, aber auch dann noch bei mittlerer Einstellung mit Bestimmtheit zu erkennen innerhalb dieser ebenfalls dunklen Partie. Dieser »Kopffaden« zeigt keinen absolut geraden Verlauf wie ein gespanntes Seil, sondern eine leichte Krümmung, die aus der Figur leicht ersichtlich ist. Wie er weiter verläuft, soll gleich erörtert werden.

5. Im Hals sah ich ebenfalls an einer anderen Photographie einen centralen dunklen Faden, der entsprechend dem vorderen und hinteren Centrosomenknötchen von Meves eine Verdickung aufwies und in den Kopf sich verfolgen ließ. Obgleich ich den Zusammenhang mit dem vorhin beschriebenen Längsfaden im Kopfe nicht direkt beobachten konnte, glaube ich nicht fehlzugehen, wenn ich diese zwei Bilder kombiniere und annehme, daß ein Faden in einem Ring oder in einer Platte des Randkorbes beginnt, den Kopf sowie den Hals durchsetzt und durch eine Öffnung der Becherhülse in den Hals tritt. Ob nun eine Befestigung am hinteren Halsknötchen an der vorderen Grenze des Verbindungsstückes stattfindet, oder ob auch hier eine direkte durchgehende Verbindung mit dem Hauptfaden des Schwanzes besteht, konnte ich bisher nicht entscheiden, doch ist ersteres wahrscheinlicher.

6. Auf Profilansichten erscheint die Spitze verstärkt. Das kann die Fußplatte für den eben beschriebenen, den Kopf durchsetzenden, Haltefaden sein, kann aber auch unabhängig davon eine Verstärkung des Randfadens sein, also eine Art Perforatorium.

In der Textfigur habe ich all diese Befunde an verschiedenen Photogrammen vereinigt und insofern ist die Zeichnung schematisch. Die Dia-

positive lieferten im Zeichenapparat auf das Zehnfache vergrößerte Bilder, so daß das Spermium 10 000fach vergrößert erscheint.

In der Figur 51a u. b Tafel XXIV ist ein Spermium im Bromsilberverfahren von unretouchierten Platten in 1000 und 2000facher Vergrößerung reproduziert.

Dunklere Partien denten darauf hin, daß auch im Spermakopf die chromatische Substanz ungleichmäßig verteilt ist. Der dunkle Bogen, welcher in der Textfigur vorne die Vakuole umspannt, dürfte nur der optische Ausdruck für die Verjüngung des Kopfes nach vorne zu sein.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

ARCHIV

FÜR

ZELLFORSCHUNG

HERAUSGEGEBEN

VON

DR. RICHARD GOLDSCHMIDT

PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT MÜNCHEN

FÜNFZEHNTER BAND

ERSTES HEFT

MIT 6 TEXTFIGUREN UND 5 TAFELN

AUSGEGEBEN AM 17. JUNI 1919

LEIPZIG

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN

1919

Preis: M. 40.—.

Mitteilung an die Herren Mitarbeiter.

Sämtliche Beiträge für das Archiv für Zellforschung, deren Veröffentlichung in deutscher, französischer, englischer und italienischer Sprache erfolgen kann, bittet man an die Adresse des Herrn Professor **Dr. R. Goldschmidt,** Zoologisches Institut, **München,** Alte Akademie zu senden.

Die Herren Mitarbeiter erhalten an *Honorar M. 40.—* für den Druckbogen. Überschreitet eine Arbeit den Umfang von 4 Bogen, so wird für den Mehrumfang ein Honorar nicht gewährt. Dissertationen sind von der Honorierung ausgeschlossen.

Die *Manuskripte* sind *nur einseitig beschrieben* und *druckfertig* einzuliefern, **d. h. so, daß das Lesen der Korrektur in der Ausmerzung von Satzfehlern besteht, nicht in einer stilistischen oder sachlichen Umarbeitung.** Jedes Einschieben von Worten und ähnliche Änderungen sind mit entsprechenden Kosten verknüpft und sie müssen, wenn dadurch die normalen Korrekturkosten wesentlich erhöht werden, den betr. Herren Autoren zur Last gelegt werden.

Die *Zeichnungen* für Tafeln und Textabbildungen (diese mit genauer Angabe, wohin sie im Text gehören) werden auf *besondern* Blättern erbeten, auch wolle man beachten, daß für eine getreue und saubere Wiedergabe gute Vorlagen unerläßlich sind. Anweisungen für zweckmäßige Herstellung der Zeichnungen mit Proben der verschiedenen Reproduktionsverfahren stellt die Verlagsbuchhandlung den Herren Mitarbeitern auf Wunsch zur Verfügung. Bei photographisch aufgenommenen Abbildungen wird gebeten, die *Negative* bei Absendung des Manuskripts unmittelbar *an die Verlagsbuchhandlung* zu schicken.

Die Veröffentlichung der Arbeiten geschieht in der Reihenfolge, in der sie druckfertig in die Hände der Redaktion gelangen, falls nicht besondere Umstände ein späteres Erscheinen notwendig machen.

Redaktion und Verlagsbuchhandlung.

Die andauernd stark steigenden Herstellungskosten und die anhaltende Papierknappheit zwingen mich, die Anzahl der kostenlos zu liefernden Sonderdrucke auf 20 herabzusetzen. Von einer Bestellung weiterer Exemplare auf Kosten der Herren Autoren wolle man nach Möglichkeit absehen und nur im äußersten Notfalle eine solche vornehmen. Ich mache die Herren Autoren höflichst darauf aufmerksam, daß die Herstellung der 20 kostenlosen Sonderdrucke und einer eventl. größeren Anzahl nur dann berücksichtigt werden kann, wenn die gewünschte Anzahl bereits auf dem Manuskript angegeben ist.

Diese neue Einrichtung tritt mit dem nächsten Heft in Kraft.

Die Verlagsbuchhandlung.

Zur Beachtung!

Wegen der außergewöhnlichen Steigerung der Gehälter und Löhne sowie aller übrigen Geschäftsunkosten sehe ich mich zu meinem Bedauern genötigt,

vom 1. April 1919 an bis auf Widerruf

20% Teuerungszuschlag

zu berechnen.

Hochachtungsvoll

Leipzig **Wilhelm Engelmann.**

Inhalt des 1. Heftes.

Seite

Otto Hartmann, Über das Verhalten der Zell-, Kern- und Nucleolengröße und ihrer gegenseitigen Beziehungen bei Cladoceren, während des Wachstums, des Generationscyclus und unter dem Einfluß äußerer Faktoren. Eine zellphysiologische Studie. Mit 5 Figuren im Text, zahlreichen Tabellen und Tafel I—III 1

Helene Gajewska, Über den sogenannten Dotterkern der Amphibien. Mit Tafel IV 95

H. Joseph, Über Richtungsspindeln bei Enchytraeus. Mit 1 Figur im Text und Tafel V 121

Referate: Federley, Harry, Chromosomenstudien an Mischlingen. *(J. Seiler)* 137

Harrison, J. W., B. Sc., and L. Doncaster, Sc. D., On Hybrids between Moths of the Geometrid Sub-Family *Bistoninae. (J. Seiler)* . . 139

Doncaster, L., Sc. D., Chromosomes, Heredity an Sex. *(J. Seiler)*. 141

Haase-Bessell, Gertraud, Digitalisstudien I. *(J. Seiler)* 143

Herwerden, M. A. von, La Digestion des Spermatozoides par la Nuclease. *(M. A. von Herwerden)* 143

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN IN LEIPZIG

Neuerscheinungen:

Brahms' Briefwechsel. XIII. Band: Johannes Brahms im Briefwechsel mit Th. Wilhelm Engelmann. Mit einer Einleitung von Julius Röntgen und zwei Bildnissen. (Herausgegeben vom Verlag der Deutschen Brahms-Gesellschaft m. b. H. in Berlin und vom Verlag Wilhelm Engelmann in Leipzig.) 182 Seiten 8. Geheftet M. 9.—
In imit. Pergament gebunden M. 11.—

Quilling, F., Die Juppitersäule des Samus und Severus. Das Denkmal in Mainz und seine Nachbildung auf der Saalburg. (Veröffentlichung des Saalburg-Museums.) 236 Seiten auf feinstem Kunstdruckpapier mit zahlreichen Textabbildungen und 2 farbigen Tafeln. gr. 4. (Frankfurt a. M., in Komm.) Geschmackvoll gebunden M. 150.—

Schmidt-Breitung, H., Weltgeschichte der neuesten Zeit. 1902 bis 1918. (Sonderabdruck aus Georg Webers Lehr- und Handbuch der Weltgeschichte.) gr. 8. IX Seiten und Seite 793—1018.
Geheftet M. 4.80, kartoniert M. 5.60

Weber, Georg, Kleine Weltgeschichte. In zwei Bänden. Vollständig neu bearbeitet von Ludwig Rieß. gr. 8.
I. Band. **Altertum und Mittelalter.** XXI und 1060 Seiten.
II. Band. **Neuzeit und Neueste Zeit.** XXV und 1154 Seiten.
Jeder Band geheftet M. 20.—, gebunden M. 25.—

Weber, Georg, Lehr- und Handbuch der Weltgeschichte. In vier Bänden. **22. Auflage.** gr. 8.
IV. Band. **Neueste Zeit.** Bearbeitet von A. Baldamus† und F. Moldenhauer†. Erster Abdruck. Von 1902 bis auf die Gegenwart fortgeführt von Dr. H. Schmidt-Breitung. XXV und 1018 Seiten.
Geheftet M. 10.—, gebunden M. 13.—

Auf vorstehende Preise je 20 % Teuerungszuschlag!

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN IN LEIPZIG

Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe

Von

Rudolf Höber

Vierte, neubearbeitete **Auflage**

Mit 75 Figuren im Text. XVIII und 808 Seiten. Groß-Oktav

Gebunden M. 20.— zuzügl. 20% Teuerungszuschlag

Aus den Besprechungen:

.... Die schnelle Folge der Neuanflagen der »Physikalischen Chemie« von Höber ist der beste Beweis, wie sehr das Interesse für dieses schwierige Gebiet im großen naturwissenschaftlichen und ärztlichen Kreise gewachsen ist.

.... Zweifellos gehört das Höbersche Werk zu dem Besten, was wir in der deutschen naturwissenschaftlichen Handbuchliteratur besitzen. ... Die neue Auflage ist gegen die frühere bedeutend vergrößert.... Die deutsche Wissenschaft kann auf dieses Werk stolz sein.

Berliner klinische Wochenschrift.

Physiologische Pflanzenanatomie

von

Dr. G. Haberlandt

o. ö. Professor der Botanik,
Direktor des Pflanzenphysiologischen Instituts der Universität Berlin

Fünfte, neubearbeitete und vermehrte **Auflage**

Mit 295 Abbildungen im Text. XVI und 670 Seiten. gr. 8

Geheftet M. 22.50, in Leinen geb. M. 27.50 zuzügl. 20% Teuerungszuschlag

Aus den Besprechungen:

Das Buch wird für jeden, der zwecks Forschung oder eigenen Belehrung anatomische Studien treibt, unentbehrlich sein, bildet aber auch wegen seines leichtflüssigen, ansprechenden Stiles eine angenehme belehrende Lektüre für jeden ernsten Natnrfreund. Dr. E. Irmscher.

Natur.

VERLAG von GUSTAV FISCHER in JENA

August Weismann.

Von **Ernst Gaupp †**

weil. o. ö. Professor der Anatomie und Direktor des
Königl. anatomischen Instituts der Universität Breslau

Preis: 9 Mark, geb. 11 Mark.

Das Buch wird jeden Biologen, auch wenn er Weismann kennt, interessieren müssen, denn so kennt ihn keiner, daß ihn nicht diese Darlegung der Zusammenhänge als neu fesselte. Den Jüngern der Biologie aber, den Studierenden der Medizin und Naturwissenschaft wird hier ein ausgezeichnetes Buch zur Einführung in diese schwierigen theoretischen Fragen vorgelegt.

Diesem Heft liegt eine Ankündigung des Werkes „Weber-Rieß, Kleine Weltgeschichte“ und „Schmidt-Breitung, Weltgeschichte 1902—1918“. n. sowie die Verlagsberichte der Jahre 1917 und 1918 der Firma Wilhelm Engel mann in Leipzig bei.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

ARCHIV

FÜR

ZELLFORSCHUNG

HERAUSGEGEBEN

VON

DR. RICHARD GOLDSCHMIDT

MITGLIED DES KAISER-WILHELM-INSTITUTS FÜR BIOLOGIE
IN BERLIN-DAHLEM

FÜNFZEHNTER BAND

ZWEITES HEFT

MIT 14 TEXTFIGUREN, 5 KURVEN UND 7 TAFELN

AUSGEGEBEN AM 9. DEZEMBER 1919

LEIPZIG

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN

1919

Preis: M. 36.—.

Inhalt des 2. Heftes.

Seite

P. N. Schürhoff, Über die Teilung des generativen Kerns vor der Keimung des Pollenkorns. Mit Tafel VI 145

Otto Hartmann, Über die experimentelle Beeinflussung der Größe pflanzlicher Chromatophoren durch die Temperatur. Mit Tafel VII und 10 Textfiguren 160

Otto Hartmann, Über den Einfluß der Temperatur auf Plasma, Kern und Nucleolus und cytologische Gleichgewichtszustände. (Zellphysiologische Experimente an Pflanzen.) Mit Tafel VIII—XII, 4 Textfiguren, zahlreichen Tabellen und 5 Kurven 177

Mitteilung an die Herren Mitarbeiter.

Sämtliche Beiträge für das Archiv für Zellforschung, deren Veröffentlichung in deutscher, französischer, englischer und italienischer Sprache erfolgen kann, bittet man an die Adresse des Herrn Professor Dr. **R. Goldschmidt, Berlin-Dahlem,** Kaiser-Wilhelm-Institut für Biologie, zu senden.

Die Herren Mitarbeiter erhalten an *Honorar M. 40.*— für den Druckbogen und 40 Sonderdrucke. Überschreitet eine Arbeit den Umfang von 4 Bogen, so wird für den Mehrumfang ein Honorar nicht gewährt. Dissertationen sind von der Honorierung ausgeschlossen.

Die *Manuskripte* sind *nur einseitig beschrieben* und ***druckfertig*** einzuliefern, **d. h. so, daß das Lesen der Korrektur in der Ausmerzung von Satzfehlern besteht, nicht in einer stilistischen oder sachlichen Umarbeitung.** Jedes Einschieben von Worten und ähnliche Änderungen sind mit entsprechenden Kosten verknüpft und sie müssen, wenn dadurch die normalen Korrekturkosten wesentlich erhöht werden, den betr. Herren Autoren zur Last gelegt werden.

Die *Zeichnungen* für Tafeln und Textabbildungen (diese mit genauer Angabe, wohin sie im Text gehören) werden auf *besondern* Blättern erbeten, auch wolle man beachten, daß für eine getreue und saubere Wiedergabe gute Vorlagen unerläßlich sind. Anweisungen für zweckmäßige Herstellung der Zeichnungen mit Proben der verschiedenen Reproduktionsverfahren stellt die Verlagsbuchhandlung den Herren Mitarbeitern auf Wunsch zur Verfügung. Bei photographisch aufgenommenen Abbildungen wird gebeten, die *Negative* bei Absendung des Manuskripts unmittelbar *an die Verlagsbuchhandlung* zu schicken.

Die Veröffentlichung der Arbeiten geschieht in der Reihenfolge, in der sie druckfertig in die Hände der Redaktion gelangen, falls nicht besondere Umstände ein späteres Erscheinen notwendig machen.

Redaktion und Verlagsbuchhandlung.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig

Georg Webers
Allgemeine Weltgeschichte
in 16 Bänden
Dritte Auflage

Vollständig neu bearbeitet

von

Dr. Ludwig Rieß

Erster Band:

Die ägyptisch-mesopotamische Kulturgemeinschaft und die Herausbildung des Gegensatzes von Europa zu Asien

(bis 494 v. Chr.)

Mit ausführlichem Inhaltsverzeichnis und Register, XV u. 673 Seiten gr. 8
Preis geheftet Mark 25.—, in echtes Leinen gebunden mit Schutzhülse Mark 30.— und Sortimenter-Teuerungszuschlag

Die folgenden Bände sollen in kurzen Zwischenräumen erscheinen. Der zweite Band befindet sich bereits im Druck und wird Anfang 1920 zur Ausgabe gelangen.

Georg Webers Weltgeschichte
in zwei Bänden

Vollständig neu bearbeitet

von

Dr. Ludwig Rieß

Band I: **Altertum und Mittelalter.** XXI und 1060 Seiten gr. 8
Band II: **Neuzeit und Neueste Zeit.** XXV und 1154 Seiten gr. 8

Mit ausführlichen Inhaltsverzeichnissen und Registern

Jeder Band geheftet Mark 20.—; in imit. Halbfranz gebunden Mark 25.— und Sortimenter-Teuerungszuschlag.

Dieselbe Ausgabe, in drei echte Leinenbände (Band II in zwei Teile zerlegt) gebunden mit Schutzhülsen Mark 55.— und Sortimenter-Teuerungszuschlag.

Obige Werke liefere ich seit dem 15. Oktober 1919

ohne Verleger-Teuerungszuschlag

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN IN LEIPZIG

Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe

Von

Rudolf Höber

Vierte, neubearbeitete Auflage

Mit 75 Figuren im Text. XVIII u. 808 Seiten. Groß-Oktav

Gebunden M. 20.— zuzüglich

50% Verleger- und ein Sortimenter-Teuerungszuschlag

Aus den Besprechungen:

.... Die schnelle Folge der Neuauflagen der »Physikalischen Chemie« von Höber ist der beste Beweis, wie sehr das Interesse für dieses schwierige Gebiet im großen naturwissenschaftlichen und ärztlichen Kreise gewachsen ist.

.... Zweifellos gehört das Höbersche Werk zu dem Besten, was wir in der deutschen naturwissenschaftlichen Handbuchliteratur besitzen.... Die neue Auflage ist gegen die frühere bedeutend vergrößert.... Die deutsche Wissenschaft kann auf dieses Werk stolz sein.

Berliner klinische Wochenschrift.

Soeben erschien:

Die periphere Innervation

Kurze übersichtliche Darstellung des Ursprungs, Verlaufs und der Ausbreitung der Hirn- und Rückenmarksnerven sowie der Nerven des sympathischen Systems

Mit besonderer Berücksichtigung wichtigster pathologischer Verhältnisse von

Dr. med. Emil Villiger

Professor an der Universität Basel

Dritte, verbesserte Auflage. — Mit 66 Figuren im Text

11 Bogen gr. 8. — Preis kart. M. 10.—

zuzüglich 50% Verleger- und ein Sortimenter-Teuerungszuschlag

Aus den Besprechungen der vorherigen Auflagen:

.... geschickte Darstellung und Zusammenstellung aller für den augenblicklichen Bedarf des Neurologen notwendigen Daten in dem durch den Titel angezeigten Gebiete; ein gutes und übersichtliches Nachschlagewerk, dessen tabellarische Verteilung Verständnis für das Bedürfnis des Arztes zeigt. *Zentralblatt für innere Medizin.*

Vorliegendes Heft enthält eine Beilage des Verlages H. Bechhold über das „Handlexikon der Naturwissenschaften".

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

ARCHIV

FÜR

ZELLFORSCHUNG

HERAUSGEGEBEN

VON

DR. RICHARD GOLDSCHMIDT

MITGLIED DES KAISER-WILHELM-INSTITUTS FÜR BIOLOGIE
IN BERLIN-DAHLEM

*

FÜNFZEHNTER BAND

DRITTES HEFT

MIT 7 TEXTFIGUREN UND 3 TAFELN

AUSGEGEBEN AM 5. NOVEMBER 1920

LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1920

Preis: M. 22.—.
(Dazu z. Zt. 50% Verleger-Teuerungszuschlag.)

Mitteilung an die Herren Mitarbeiter.

Sämtliche Beiträge für das Archiv für Zellforschung, deren Veröffentlichung in deutscher, französischer, englischer und italienischer Sprache erfolgen kann, bittet man an die Adresse des Herrn Professor Dr. **R. Goldschmidt, Berlin-Dahlem,** Kaiser-Wilhelm-Institut für Biologie, zu senden.

Die Herren Mitarbeiter erhalten an *Honorar M. 40.—* für den Druckbogen und 40 Sonderdrucke. Überschreitet eine Arbeit den Umfang von 4 Bogen, so wird für den Mehrumfang ein Honorar nicht gewährt. Dissertationen sind von der Honorierung ausgeschlossen.

Die *Manuskripte* sind *nur einseitig beschrieben* und *druckfertig* einzuliefern, **d. h. so, daß das Lesen der Korrektur in der Ausmerzung von Satzfehlern besteht, nicht in einer stilistischen oder sachlichen Umarbeitung.** Jedes Einschieben von Worten und ähnliche Änderungen sind mit entsprechenden Kosten verknüpft und sie müssen, wenn dadurch die normalen Korrekturkosten wesentlich erhöht werden, den betr. Herren Autoren zur Last gelegt werden.

Die *Zeichnungen* für Tafeln und Textabbildungen (diese mit genauer Angabe, wohin sie im Text gehören) werden auf *besondern* Blättern erbeten, auch wolle man beachten, daß für eine getreue und saubere Wiedergabe gute Vorlagen unerläßlich sind. Anweisungen für zweckmäßige Herstellung der Zeichnungen mit Proben der verschiedenen Reproduktionsverfahren stellt die Verlagsbuchhandlung den Herren Mitarbeitern auf Wunsch zur Verfügung. Bei photographisch aufgenommenen Abbildungen wird gebeten, die *Negative* bei Absendung des Manuskripts unmittelbar *an die Verlagsbuchhandlung* zu schicken.

Die Veröffentlichung der Arbeiten geschieht in der Reihenfolge, in der sie druckfertig in die Hände der Redaktion gelangen, falls nicht besondere Umstände ein späteres Erscheinen notwendig machen.

Redaktion und Verlagsbuchhandlung.

Inhalt des 3. Heftes.

Seite

J. Seiler, Geschlechtschromosomen-Untersuchungen an Psychiden. I. Experimentelle Beeinflussung der geschlechtsbestimmenden Reifeteilung bei Talaeporia tubulosa Retz. Hierzu Tafel XIII und 2 Figuren im Text 249

W. J. Schmidt, Über pigmentfreie Ausläufer, Kerne und Centren der Melanophoren bei den Fröschen. Mit Tafel XIV 269

Richard Goldschmidt, Kleine Beobachtungen und Ideen zur Zellenlehre II. Die Spermatogenese eines parthenogenetischen Frosches nebst Bemerkungen zur Frage, welches Geschlecht bei den Amphibien das heterozygotische ist. Mit 3 Figuren im Text . . . 283

Richard Goldschmidt, Kleine Beobachtungen und Ideen zur Zellenlehre III. Die Bedeutung der atypischen Spermatozoen. Mit 2 Figuren im Text 291

Andor von Szüts, Degenerationserscheinungen in den Borstenbildungszellen, Chloragogenzellen und Samentaschenepithelzellen der Lumbriciden. Mit Tafel XV 301

Referate: Metz, Ch. W., Chromosome studies in the Diptera. I/III. *(Nachtsheim)* 310

Mohr, Otto L., Mikroskopische Untersuchungen zu Experimenten über den Einfluß der Radiumstrahlen und der Kältewirkung auf die Chromatinreifung und das Heterochromosom bei *Decticus verrucčivorus* 312

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN IN LEIPZIG

Johannes Brahms Briefwechsel

XIII. Band:

Johannes Brahms im Briefwechsel mit Th. Wilhelm Engelmann

Mit einer Einleitung von **Julius Röntgen** und 2 Bildnissen

182 Seiten. 8.

Preis geheftet M. 9.—. In imitiertem Pergament geb. M. 11.—

Dazu z. Z. 50% Verleger-Teuerungszuschlag

Aus den Besprechungen:

Brahms' Briefwechsel mit dem zuerst in Utrecht nnd dann in Berlin als Universitätsprofessor wirkenden hekannten Physiologen Engelmann gehört zu den schönsten Denkmalen, die sich frenndschaftliche Beziehungen gesetzt hahen. Und sicher steben die Briefe beider Männer nicht an letzter Stelle unter denen, die uns den großen Meister und prachtvollen Menschen Brahms und seinen Kreis erschlieſen. Engelmann ist es nicht zum wenigsten zu danken, daß Brahms trotz teilweise ungünstiger Verhältnisse als Komponist rasch in Holland Fuß faßte. Wie schön und frnchtbar sich seine persönlichen Beziehungen zu dem ihm sympathischen und ihm geistig etwas bedeutenden Menschen entwickelten, davon ist dies Buch ein treffendstes Zeugnis. Ein guter Geist geht von ihm aus, eine echte und tiefe Freundschaft loht in ihm, ein Sinn, der in das Wesen des anderen einzudringen trachtet, nicht mit Phrasen und hohlem Gerede um sich wirft, zu geben, wie zu empfangen weiß, nichts achtlos beiseite schieht, immer zu fröhlichem Scherze aufgelegt ist und für erlittenes Leid menschlich schöne und starke Worte findet.

Neue Musikzeitung. Heft 20.

Wer Brahms in seiner natürlichen Herzlichkeit und echten Biederkeit kennen lernen will, wird diese Briefe, die als ein Freundschaftsdokument zwischen dem in Utrecht und später in Berlin als Universitätsprofessor tätigen Physiologen Engelmann und Meister Johannes zu gelten haben, mit hesonderer Freude lesen. ... So manche bisher nicht hekannte Einzelheit in der Charakteristik unseres Künstlers wird uns dadurch hekannt gemacht; darum wird dieses Buch all denen Freude bereiten, die Meister Brahms nicht nur als Musiker, sondern auch als heiteren, gemütvollen Menschen kennen lernen wollen. Dentsche Musikerzeitung. Nr. 35.

Engelmanns Briefe an Brahms, die den Zeitraum von 1874 his zn Brahms Tode umfassen, sind in reichem Maße geeignet, auch dem Fernerstehenden ein Bild der beiden hervorragenden Menschen zu geben, und in Engelmann lernt man überdies einen der besten Briefschreiher seiner Zeit kennen. Allen Brahms-Freunden ist das Buch warm zu empfehlen.

Berliner Tageblatt. 7. Jahrg., Nr. 36.

Ganz ahgesehen von den Personen, von denen die Briefe herrühren, gehören namentlich Engelmanns Briefe, dank ihrer vollendeten Form, in das Gebiet der Literatur. Und so werden nicht nur Brahms-Freunde, sondern alle, die an historischen Briefen Interesse haben, freudig zum Brahmsschen Briefwechsel greifen und reichlichen Gewinn daraus schöpfen.

Akademische Zeitung.

Der neue Band von Brahms' Briefwechsel überliefert wieder eine Reihe charakteristischer Brahms-Dokumente der Öffentlichkeit. ... Das Haus des Engelmannschen Paares wurde so ein wichtiges Musikzentrum für Holland; und als den Hausleuten das Verständnis und die große Liebe für Brahmssche Musik aufgegangen war, wurde es ein Brahmssches Musikzentrum, die holländische Expositur der Brahms-Verehrung, von der aus rührig für die Verbreitung und für das Verständnis der Werke Brahms' gearheitet wurde. Die Begeisterung für die Sache nehst mancherlei anderen menschlichen Vorzügen knüpften alshald auch ein persönliches Freundschaftsband zwischen Brahms und Engelmann, das his zum Tode des Meisters fortbestehen sollte. Davon gibt der Briefwechsel heredtes Zeugnis. Briefe und Antworten stimmen harmonisch überein, oh es sich um Fragen einer künstlerischen Veranstaltung oder nm Persönliches, Privates, Alltägliches handelt ... Wiener Zeitung.

... Der Briefwechsel, der die Zeit von 1874 bis wenige Tage vor dem Tod des Meisters umfaßt, wird jedem, der Brahms lieht und versteht, herzliche Freude hereiten!

Schweizerische Musikpädagog. Blätter. Jahrg. 7.

... Die neuen Brahms-Briefe zeigen den Meister im vollen Lichte der geistigen Regsamkeit und des Humors, die ihn als Briefschreiber auszeichneten, und so manches wertvolle Selhstzeugnis über seine Persönlichkeit und sein Leben ist darin zu finden. .. Von Brahms Humor findet sich in diesen Briefen manch köstliche Prohe. Neue Zürcher Zeitung.

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN IN LEIPZIG

Vorlesungen

über

Histologie und Histogenese

nebst Bemerkungen über Histotechnik
und das Mikroskop

von

Dr. univ. med. Josef Schaffer
o. ö. Professor der Histologie an der Universität in Wien

Mit 589 zum Teil farbigen Abbildungen im Text und auf
12 lithographierten Tafeln. — VIII und 528 Seiten gr. 8

Preis: Geheftet M. 28.—, in echtes Leinen gebunden M. 34.—
Dazu z. Zt. 50% Verleger-Teuerungszuschlag

Ankündigungen mit Probeseiten stehen kostenlos zur Verfügung

Aus den Besprechungen:

Das dem Altmeister der Histologie, Victor von Ebner, gewidmete Werk des hervorragenden Wiener Histologen verdient in hohem Grade die Aufmerksamkeit aller derer, die an histologischen Studien Interesse haben.... Ein jeder, der das Buch zur Hand nimmt, wird seine Reichhaltigkeit bewundern. In Anbetracht der glänzenden Ausstattung — die zwölf farbigen Tafeln sind besonders hervorzuheben — und mit Rücksicht auf die Zeitverhältnisse ist der Preis mäßig zu nennen.

Marchand (Leipzig), *Zentralblatt für Pathologie.*

... Das Werk erscheint als reifes Erzeugnis eines die Materie vollständig beherrschenden Gelehrten. Vorliegendes Werk enthält nicht nur Lehrbuchmäßiges, sondern auch Forschungsergebnisse, und dann ist es besser, als die mir bekannten Lehrbücher....

... Die Ausstattung ist eine bessere, als sie seit einigen Jahren leider üblich ist, den Abbildungen ist volles Lob zu spenden, denn sie sind zahlreich, gut gewählt, anschaulich und originell.

Schweizerische Rundschau für Medizin
XX. Band, Nr. 28.

Vorliegendes Heft enthält den „Verlagsbericht 1919“ der Firma Wilhelm Engelmann, sowie Ankündigungen über folgende Werke: „Dannemann, Die Naturwissenschaften in ihrer Entwicklung“ 2. Aufl. 1. Bd.; „Goldschmidt, Einführung in die Vererbungswissenschaft“ 3. Aufl.; „Villiger, Gehirn und Rückenmark“ 5.—7. Aufl.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

ARCHIV
FÜR
ZELLFORSCHUNG

HERAUSGEGEBEN

VON

PROF. DR. RICHARD GOLDSCHMIDT

2. DIREKTOR DES KAISER-WILHELM-INSTITUTS FÜR BIOLOGIE
IN BERLIN-DAHLEM

FÜNFZEHNTER BAND

VIERTES HEFT

MIT 15 TEXTFIGUREN UND 9 TAFELN

AUSGEGEBEN AM 15. APRIL 1921

LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1921

Preis: M. 184.—
(einschl. Verleger-Teuerungszuschlag)

Mitteilung an die Herren Mitarbeiter.

Sämtliche Beiträge für das Archiv für Zellforschung, deren Veröffentlichung in deutscher, französischer, englischer und italienischer Sprache erfolgen kann, bittet man an die Adresse des Herrn Professor Dr. **R. Goldschmidt, Berlin-Dahlem,** Kaiser-Wilhelm-Institut für Biologie, zu senden.

Die Herren Mitarbeiter erhalten an *Honorar M. 40.—* für den Druckbogen und 40 Sonderdrucke. Überschreitet eine Arbeit den Umfang von 4 Bogen, so wird für den Mehrumfang ein Honorar nicht gewährt. Dissertationen sind von der Honorierung ausgeschlossen.

Die *Manuskripte* sind *nur einseitig beschrieben* und *druckfertig* einzuliefern, **d. h. so, daß das Lesen der Korrektur in der Ausmerzung von Satzfehlern besteht, nicht in einer stilistischen oder sachlichen Umarbeitung.** Jedes Einschieben von Worten und ähnliche Änderungen sind mit entsprechenden Kosten verknüpft und diese müssen, wenn dadurch die normalen Korrekturkosten wesentlich erhöht werden, den betr. Herren Autoren zur Last gelegt werden.

Die *Zeichnungen* für Tafeln und Textabbildungen (diese mit genauer Angabe, wohin sie im Text gehören) werden auf *besonderen* Blättern erbeten, auch wolle man beachten, daß für eine getreue und saubere Wiedergabe gute Vorlagen unerläßlich sind. Anweisungen für zweckmäßige Herstellung der Zeichnungen mit Proben der verschiedenen Reproduktionsverfahren stellt die Verlagsbuchhandlung den Herren Mitarbeitern auf Wunsch zur Verfügung. Bei photographisch aufgenommenen Abbildungen wird gebeten, die *Negative* bei Absendung des Manuskripts unmittelbar *an die Verlagsbuchhandlung* zu schicken.

Die Veröffentlichung der Arbeiten geschieht in der Reihenfolge, in der sie druckfertig in die Hände der Redaktion gelangen, falls nicht besondere Umstände ein späteres Erscheinen notwendig machen.

Redaktion und Verlagsbuchhandlung.

Inhalt des 4. Heftes.

Seite

S. Kuschakewitsch, Studien über den Dimorphismus der männlichen Geschlechtselemente bei den Prosobranchia. II. Die Spermatogenese von Cerithium vulgatum L. Mit Tafel XVI—XIX und 7 Figuren im Text 313

D. Carruthers, B. Sc., The Somatic Mitoses in Hyacinthus orientalis var. albulus. With Plate XX 370

Leonardo Martinotti, Ricerche sulla fine struttura dell' epidermide umana normale in rapporto alla sua funzione eleidoche-ratinica. Nota IV. Lo strato corneo e la formazione della cheratina. Con tavola XXI 377

H. Marcus, Über den feineren Bau quergestreifter Muskeln. Mit Tafel XXII—XXIV und 7 Figuren im Text 393

H. Marcus, Über die Struktur des menschlichen Spermiums. Mit Figur 51 auf Tafel XXIV und 1 Figur im Text 445

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN IN LEIPZIG

Soeben erschienen:

BIBLIOTHECA ZOOLOGICA II.

VERZEICHNIS DER SCHRIFTEN

ÜBER

ZOOLOGIE

WELCHE

IN DEN PERIODISCHEN WERKEN ENTHALTEN

UND

VOM JAHRE 1861–1880 SELBSTÄNDIG ERSCHIENEN SIND

MIT EINSCHLUSS

DER ALLGEMEIN-NATURGESCHICHTLICHEN, PERIODISCHEN UND PALAEONTOLOGISCHEN SCHRIFTEN

BEARBEITET

VON

DR. O. TASCHENBERG

ORD. HONORAR-PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT HALLE

21. LIEFERUNG: Nachträge, Signatur 755—764 . . M. 36.—
22. „ „ „ 765—774 . . „ 36.—
23. „ „ „ 775—784 mit
Titelbogen zu Bd. VII, 2 u. Inhaltsverzeichnis des VII. Bandes „ 44.—

Gleichzeitig wurde vollständig:

VII. BAND, 2. HÄLFTE

Nachträge, Signatur 745—777 . . . M. 96.—

Vorstehende Preise einschließlich Verleger-Teuerungszuschlag

Aus den Besprechungen der 1. Hälfte des VII. Bandes:

. . . etwas zum Lobe des allen zoologisch Arbeitenden unentbehrlichen Werkes zu sagen, erübrigt sich wohl . . . *Literarisches Zentralblatt.*

. . . Immer wieder muß betont werden, daß alle auf dem Gebiete der Zoologie arbeitenden Forscher ihm (dem Verfasser) für seine selbstlose und mühevolle Arbeit zu tiefstem Danke verpflichtet sind. *Zentralblatt für Zoologie.*

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN IN LEIPZIG

FÜNF REDEN
VON EWALD HERING

☆

Über das Gedächtnis als eine allgemeine Funktion der organisierten Materie

Über die spezifischen Energien des Nervensystems

Zur Theorie der Vorgänge in der lebendigen Substanz

Zur Theorie der Nerventätigkeit

☆

Herausgegeben von H. E. Hering

Mit einem Bildnis von Ewald Hering ∘ 140 Seiten gr.-8.
Preis geheftet M. 14.— einschließlich Verleger-Teuerungszuschlag

Aus den Besprechungen:

... Diese ausgewählten Reden zeigen, daß Ewald Hering nicht bloß ein führender Forscher gewesen ist, sondern auch ein glänzender Schriftsteller.
Prager Tagblatt.

Durch Nachdruck der 24.—26. Lieferung des VIII. Jahrganges wurde soeben wieder komplett:

ZOOLOGISCHES ZENTRALBLATT

Preis der bei mir erschienenen
Jahrgänge I—XVIII 1500 Mark
einschließlich Verleger-Teuerungszuschlag

Zur gefl. Beachtung! Alle nach dem 1. Januar 1921 erscheinenden Hefte meiner **Zeitschriften** liefere ich

ohne Valutazuschlag.

Leipzig, Mittelstr. 2. **Wilhelm Engelmann.**

Das vorliegende Heft enthält eine Ankündigung über „Wossidlo, Kysioskopischer Atlas“ und den Verlagsbericht 1920 von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

Archiv fur zell

SEP 1 4 19

AMNH LIBRARY
100229684